



universität  
wien

# DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

„Dorsoventrale Asymmetrie und limitierte  
Aufmerksamkeit während der Blütensuche bei Hummeln  
(*Bombus terrestris*)“

Verfasserin

Kathrin Hischenhuber

angestrebter akademischer Grad

Magistra der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)

Wien, 2011

Studienkennzahl lt. Studienblatt: A 439

Studienrichtung lt. Studienblatt: Diplomstudium Zoologie

Betreuerin / Betreuer: Dr. Johannes Spaethe

## **Danksagung**

Ein besonderer Dank gebührt meiner Familie für die große Unterstützung vor und während meines Studiums und während der Durchführung der Diplomarbeit.

Ich danke Dr. Johannes Spaethe, dass ich eine Diplomarbeit im Bereich der Bienenforschung durchführen durfte, und für seine Betreuung, die trotz der Distanz Wien – Würzburg ermöglicht wurde.

Ich möchte mich vielmals bei Mag. Linde Morawetz bedanken, die mich nicht nur in die Hummelpflege und –versuche einführte, sondern während der gesamten Arbeit, vom Versuchsaufbau bis zur Durchführung der Versuche und deren Auswertung eine große Hilfe war und selbst am Wochenende bei Problemen einen Ausweg wusste.

Danke auch an Mag. Martin Streinzer für seine Unterstützung bei der Videoauswertung.

Ein weiterer Dank gilt Gerald, Benjamin, Sarah und Nicole sowie einigen weiteren Mitgliedern des Departments für Evolutionsbiologie für die nette Atmosphäre während der Durchführung der Diplomarbeit. Ich möchte mich hier besonders bei Kerstin Stejskal für die gemeinsame Zeit während der Diplomarbeit bedanken.

Ich danke auch Prof. Hannes Paulus, dass ich diese Arbeit am Department für Evolutionsbiologie durchführen durfte.

Außerdem möchte ich mich bei allen meinen Studienkollegen, die ich kennen lernen und mit denen ich zahlreiche Lehrveranstaltungen gemeinsam besuchen durfte, für ihre Unterstützung und die vielen kurzweiligen Stunden in den letzten Jahren bedanken.

# Inhaltsverzeichnis

<i>Abstract</i> .....	3
<i>Zusammenfassung</i> .....	4
<i>1. Einleitung</i> .....	5
<i>2. Material und Methoden</i> .....	11
2.1. Tiere .....	11
2.2. Versuchsaufbau .....	12
2.3. Targets und Distraktoren .....	15
2.4. Training und Vorbereitung für die Versuchsdurchläufe .....	16
2.5. Testvorgang .....	16
2.6. Auswertung .....	18
<i>3. Ergebnisse</i> .....	19
3.1. Richtige Entscheidungen .....	19
3.2. Entscheidungszeit .....	28
3.3. Flugzeiten .....	34
<i>4. Diskussion</i> .....	41
4.1. Der Zweistufenprozess bei der Blütensuche .....	41
4.2. Der Fokus der Aufmerksamkeit in der Natur .....	42
4.3. Die Kopfstellung und die Flugmuster während des Anflugs .....	43
4.4. Asymmetrien beim Suchverhalten des Menschen .....	45
<i>Literaturverzeichnis</i> .....	47
<i>Lebenslauf</i> .....	52

## **Abstract**

Bees sustain the colony by collecting pollen and nectar for the brood. When foraging in a meadow full of flowers, bees are confronted with a mass of floral signals. However, only a small part of this information is relevant in locating the most rewarding flowers. Current studies show that bees are able to focus their attention on selected signals and use a particular area of their visual field. Honeybees, for example, can detect objects more efficiently in the ventral part of their visual field than in the dorsal part. The mechanism behind such directed attention may be based on a fixed neural processing or on the ability of bees to modify their attention abilities in accordance to context and their experience.

Presently, little is known about limited attention in bumblebees searching for appropriate flowers. In this study, bumblebees were trained to search for a yellow target among five blue distractors, which were presented vertically in a box. The objects were presented for one experimental group only in the dorsal part of the visual field, for another group in the ventral part and for a third group in the whole visual field. The visual field consisted of four rows. The decision time and the number of correct decisions were measured, as well as the duration of flight in certain parts from the start position to 5 cm apart from the target. The aim of this study was to demonstrate whether bumblebees detect objects more efficiently in certain areas of their visual field and whether possible differences in this regard are due to fixed neural processing or differently directed attention.

Comparison of the three groups shows that a learning effect was present in all groups of tested bumblebees including those for which the target was presented in the dorsal visual field. Only within the groups could a more efficient search be observed for targets in the ventral part of the three search areas. The attention abilities of bumblebees searching for flowers seem to be neither completely flexible nor restricted to the ventral visual field.

Furthermore, the experiments show that flower search and flower recognition consist probably of two phases. This result was also revealed in the analysis of the flight durations. In the first phase, the animals orientate themselves to the search area where the objects were placed. In the second phase, they discriminated between target and the distractors. The probable moment of decision making during flower search was measured in the analysis.

## **Zusammenfassung**

Bienen müssen für ihre Brut Pollen und Nektar sammeln, um so ihre Kolonie aufrecht zu erhalten. Bei solch einem Sammelflug über eine Blumenwiese sind sie mit einer Fülle an Signalen der zu bestäubenden Blüten konfrontiert. Allerdings ist nur ein Bruchteil dieser Informationen hilfreich, um die ertragreichsten Blüten zu identifizieren. Aktuelle Arbeiten zeigen, dass Bienen ihre Aufmerksamkeit auf ausgewählte Signale bzw. auf einen bestimmten Bereich ihres Sehfelds fokussieren können. Honigbienen z.B. können Objekte, die in ihrem ventralen Sichtbereich liegen, effizienter detektieren, als wenn diese im dorsalen Bereich präsentiert werden. Die Ursache für diese gerichtete Aufmerksamkeit kann entweder auf einem fest verdrahteten neuronalen Verarbeitungsmechanismus basieren oder in der Aufmerksamkeit der Tiere liegen, die je nach Kontext und Erfahrung modifiziert werden könnte.

Bei Hummeln ist über eine limitierte Aufmerksamkeit bei der Blütensuche wenig bekannt. In dieser Arbeit wurden nun Hummeln trainiert, jeweils ein gelbes Target neben fünf blauen Distraktoren zu suchen, die vertikal in einer Versuchsbox präsentiert wurden. Einer Versuchsgruppe wurden dabei die Objekte ausschließlich in der dorsalen Sichtfeldhälfte, einer weiteren nur in der ventralen und einer dritten im gesamten Sichtfeld präsentiert. Das Sichtfeld bestand aus vier Objektreihen. Gemessen wurden Entscheidungszeit und die Zahl der richtigen Entscheidungen sowie die Flugdauer in einzelnen Abschnitten von der Startposition bis 5 cm vor dem Target. Ziel dabei war herauszufinden, ob auch Hummeln Objekte in bestimmten Bereichen ihres visuellen Feldes effizienter detektieren und ob diese möglichen Unterschiede diesbezüglich auf fixe, neuronale Verarbeitungsprozesse oder auf eine unterschiedliche Fokussierung der Aufmerksamkeit zurückführen sind.

Im Vergleich der drei Versuchsgruppen zeigte sich bei allen Hummeln ein Lerneffekt, auch wenn die Objekte im dorsalen Sichtfeld präsentiert wurden. Erst innerhalb der Gruppen konnte eine effizientere Suche für Targets im jeweiligen ventralen Teil der drei Suchbereiche beobachtet werden. Die Aufmerksamkeit scheint hier somit weder vollständig flexibel noch fest verdrahtet auf den ventralen Sichtbereich bei der Blütensuche zu sein.

Die Versuche zeigten weiters, dass die Blütensuche und –erkennung in zwei Stufen ablaufen könnte, die auch bei der Analyse der Flugdauer sichtbar wurden. In der ersten Stufe orientierten sich die Tiere zu dem Suchbereich mit den Objekten, in der zweiten erfolgte die Unterscheidung zwischen dem Target und den Distraktoren. Der mögliche Zeitpunkt der

Entscheidungsfindung bei der Blütensuche könnte durch solch eine Analyse ausgemacht werden.

## 1. Einleitung

Weltweit existieren mehrere hundert Arten von Hummeln (*Bombus* Latreille 1802), die vor allem in den gemäßigten Zonen Europas, Nordamerikas und Asiens bis in den hohen Norden zu finden sind. Sie fliegen im Gegensatz zu Honigbienen (*Apis mellifera*) auch bei wenigen Minusgraden sowie in der Morgen- oder Abenddämmerung. Je nach Art leben sie in unterschiedlich großen einjährigen Kolonien zusammen. Einzig die begatteten Jungköniginnen überwintern und gründen im nächsten Frühjahr alleine eine neue Kolonie. Neben den Honigbienen und anderen Insekten spielen sie bei der Bestäubung von Blütenpflanzen eine wichtige Rolle (von Hagen & Aichhorn 2003).

Bei der Bestäubung werden von der Anthere der Blüte freigesetzte Pollenkörner auf die Narbe derselben oder einer anderen Blüte durch Wind, Wasser oder Tiere transportiert. Als Folge davon beginnt das Pollenschlauchwachstum durch den Fruchtknoten, durch welchen die in den Pollenkörnern enthaltenen Spermazellen bis zum Embryosack wandern. Die dort befindliche Eizelle wird befruchtet. Schließlich können sich die Samen aus der Samenanlage und die Frucht aus dem Fruchtknoten entwickeln (Campbell & Reece 2006). Der reproduktive Erfolg der entomophilen Blütenpflanzen hängt von der Bestäuberleistung vieler Insekten ab (Goulson 1999). Die Bestäuber hingegen profitieren durch ihren Gewinn an Nektar und Pollen von ihrer Rolle im Bestäubungsvorgang, der bei sozialen Insekten für den Fortbestand der Kolonie wichtig ist. Voraussetzung ist dabei unter anderem ihre Kenntnis von den Blühzeiten sowie der Nektarmenge der zu bestäubenden Blüten (Goulson 2000, Giurfa & Lehrer 2001). Oftmals suchen Bestäuber dabei nach bestimmten Pflanzenarten, die sich bei früheren Besuchen als ertragreich herausgestellt haben (Goulson 1999, Menzel 2001).

Faktoren wie die Blütendichte oder der Energieverbrauch der suchenden Tiere bestimmen dabei nicht allein die Sucheffizienz. Vielmehr spielen hier auch die Verarbeitungsmöglichkeiten der visuellen Informationen der Blüten durch die Bestäuber eine Rolle (u.a. Giurfa & Lehrer 2001, Menzel 2001, Spaethe et al. 2001, Chittka & Raine 2006).

So werden beispielsweise für die Erkennung unterschiedlich großer Blüten bei Bienen verschiedene Rezeptorkanäle verwendet (Giurfa et al. 1996, Spaethe et al. 2001, Dyer et al. 2008). Farben von Blüten oder von Targets (künstlichen Blüten in Experimenten) werden von Honigbienen erst wahrgenommen, wenn diese einen Sehwinkel von 15° überschreiten.

Zwischen  $5^\circ$  und  $15^\circ$  verwendet die Honigbiene den Grünkонтast, also den Unterschied zwischen Hintergrund und Objekt, der vom Grünrezeptor wahrgenommen wird, bei der Blütensuche. Der Grünkонтast dient somit auch zur Objekterkennung aus größeren Entfernungen, da diese Grenze bei Annäherung an eine Blüte früher als jene für die Farbwahrnehmung überschritten wird (Skorupski et al. 2006). Hummeln (*Bombus terrestris*) hingegen können schon bei einem Sehwinkel von unter  $5^\circ$  Farben erkennen (Dyer et al. 2008). Auch die Form der Blüte kann einen Einfluss darauf haben, ob diese von der Biene erst aus der Nähe wahrgenommen werden kann (Ne'eman & Kevan 2001).

Das räumliche Auflösungsvermögen von Appositionsaugen, wie sie alle Bienen besitzen (Jander & Jander 2002), hängt mit der Formel  $\Delta \varphi$  von der Anordnung der Photorezeptoren (Interommatidial-Winkel  $\Delta \varphi$ ) ab, wobei der Kонтast, also der Intensitätsunterschied der von zwei benachbarten Ommatidien wahrgenommen wird, dafür groß genug sein muss. Ein einzelnes Ommatidium nimmt nur einen Durchschnitt der Lichtintensität wahr. Beim Farbsehen spielt zusätzlich der Farbkontast zwischen Objekt und Hintergrund eine Rolle (Lehrer & Bischof 1995, Dafni et al. 1997).

Hummeln sind Trichromaten und besitzen UV-, Blau- und Grün-empfindliche Photorezeptoren, deren Empfindlichkeitsmaxima bei etwa 340 nm, 430 nm und 535 nm liegen (Peitsch et al. 1992, Briscoe & Chittka 2001). In Experimenten, die beispielsweise die angeborenen Präferenzen von Hummeln (*Bombus terrestris*) untersuchten, entschieden sich diese vor allem für blaue Objekte mit einer maximalen Reflexion im Wellenlängenbereich von 400 bis 420 nm. Solche nicht angelernten Farbpräferenzen können sich beispielsweise seltene Pflanzen zu Nutze machen, die die Aufmerksamkeit der Bestäuber nicht durch ihr häufiges Auftreten auf sich lenken können (Gumbert 2000). Simonds & Plowright (2004) konnten eine Präferenz bei Hummeln (*Bombus impatiens*) für Blau und Gelb nachweisen, Giurfa et al. (1995) bei Honigbienen eine Bevorzugung für UV-Blau (410nm) und Grün (530nm).

Viele dieser Erkenntnisse über das visuelle System von Bienen sind das Ergebnis von Versuchen unter kontrollierten Laborbedingungen, bei denen einzelne Blüten- oder Farbparameter getestet wurden (s.o.). Fliegt allerdings eine Biene über eine Blumenwiese, so ist sie mit unterschiedlichen Blüten, die sich z.B. in ihrer Farbe, Form, Größe und Duft unterscheiden, konfrontiert. Die Blüten können in Gruppen oder vereinzelt zusammenstehen und sich auf schattigem, sonnigem oder heterogenem Hintergrund befinden. Bienen müssen somit ihre Aufmerksamkeit aus einer Fülle von Informationen auf jene wenigen wichtigen

Signale lenken, die es ihnen ermöglichen, die für sie ertragreichen Blüten zu identifizieren. Unter Aufmerksamkeit versteht man allgemein die Fokussierung auf einzelne Aspekte der Information, die von der sensorischen Peripherie erhalten wird (Chittka & Raine 2006).

Zahlreiche Untersuchungen anderer Tierarten setzten sich bereits mit der Aufmerksamkeit bei der Nahrungssuche auseinander. Dukas und Kamil (2001) beispielsweise testeten in ihren Versuchen mit Blauhähern (*Cyanocitta cristata*), die auf Bildschirmen nach dort abgebildeten Raupen und Kleinschmetterlingen suchen mussten, deren limitierte Aufmerksamkeit. Unter „limitierter Aufmerksamkeit“ versteht man hierbei das Phänomen, dass das Gehirn nur eine bestimmte Menge der ihm in der Umwelt bietenden Information verarbeiten kann (Dukas 2004). In diesen Versuchen zeigte sich, dass die Erkennungsrate bei der Suche nach beiden Beutetypen durch die dadurch entstandene geteilte Aufmerksamkeit geringer war (Dukas & Kamil 2001). Auch an Makaken (*Macaca mutatta*, *Macaca radiata*) wurden solche „visual search tasks“, bei denen nach bestimmten Objekten (Targets) gesucht wird, die neben einer Anzahl von Distraktoren (Objekte, nach denen nicht gesucht wird) präsentiert werden, getestet (Wolfe 2001, Bichot & Schall 2002). Neurobiologische Versuche wiederum zeigten eine Fokussierung der Aufmerksamkeit auch bei Insekten, nämlich bei *Drosophila melanogaster* (van Swinderen & Greenspan 2003).

Die Bedeutung der Aufmerksamkeit beim Suchverhalten spielt in der Humanpsychologie beispielsweise bei der „Feature Integrated Theory of Attention“ nach Treisman und Gelade (1980) eine wesentliche Rolle. Nach dieser Theorie werden Objekte in zwei Phasen wahrgenommen. In der ersten Phase werden zunächst nur die Merkmale der Objekte wie Farbe, Form oder Ausrichtung parallel, also gleichzeitig, registriert, erst danach werden sie zu Objekten vereint. In dieser zweiten Phase, also bei der Erkennung von Objekten, wird seriell gesucht. Das bedeutet, die einzelnen Bereiche im visuellen Feld, an denen Stimuli detektiert werden, werden nacheinander abgesucht, in dem die Aufmerksamkeit jeweils auf diesen Bereich fokussiert wird. Nur jene Merkmale werden zu einem Objekt vereint, die bei gleicher Fokussierung der Aufmerksamkeit gemeinsam erkannt worden sind, also zusammengehören. Werden nun bei der visuellen Suche Targets (Objekte nach denen gesucht wird) nur durch ein einzelnes solcher Merkmale definiert, so werden diese parallel wahrgenommen. Eine Änderung in der Anzahl an anderen Objekten (Distraktoren) hätte dabei keinen Einfluss auf die Sucheffizienz, da alle Merkmale gleichzeitig, d.h. parallel, wahrgenommen werden. Werden Verknüpfungen von Merkmalen zur Targetsuche verwendet, ist jedoch eine



Fokussierung der Aufmerksamkeit nötig. In diesem Fall wird also seriell gesucht, das heißt bei der Suche nach dem Target werden die Distraktoren nacheinander betrachtet und überprüft.

In solchen aus der Humanpsychologie stammenden Versuchen suchen Testpersonen nach Targets auf Bildschirmen, die in einer Menge an anderen Objekten, die sich von Targets in einem oder mehreren Merkmalen unterscheiden, erkannt werden müssen. Dieses Suchverhalten lässt sich auch auf die Blütensuche von Bienen adaptieren, die über eine Wiese fliegen und diese nach bekannten Blüten absuchen, ähnlich wie Menschen hier nach Objekten suchen (Chittka et al. 1999, Spaethe et al. 2006, Chittka & Spaethe 2007).

Neuere Experimente zeigten, dass Honigbienen eine höhere Fehlerrate und eine längere Suchzeit bei einer steigenden Anzahl von Distraktoren bei der Targetsuche verzeichneten (Spaethe et. al 2006). Bei einer Blütenwiese bedeutet dies nun, dass auch die Suchzeit nach einer bestimmten Blüte mit steigender Anzahl an anderen Blüten zunimmt, da Bienen offenbar nicht die gesamte Information, die sie auf einmal visuell wahrnehmen könnten, zugleich zu verarbeiten in der Lage sind. Sie suchen also seriell nach Blüten, indem die Aufmerksamkeit nacheinander auf die einzelnen Blüten gerichtet wird. Die Fehlerrate bei Hummeln (*Bombus terrestris*) hingegen wurde in Versuchen nur marginal von der Anzahl an Distraktoren beeinflusst, was den Schluss nahe legt, dass Hummeln sich wohl der parallelen Suche bedienen könnten (Morawetz, pers.Mitt.).

Die Targets und Distraktoren wurden bei den Versuchen von Spaethe et al. (2006) auf einer Objektwand mit vier Reihen und vier Spalten präsentiert. Dabei zeigte sich, dass die Genauigkeit und die Geschwindigkeit der Bienen bei der Suche von der Position des Targets abhängig waren. Obwohl sich die Sehwinkel, mit denen die Targets wahrgenommen wurden, zwischen den mittleren und der obersten bzw. untersten Reihe nur geringfügig unterschieden, zeigte sich, dass die Bienen mit einer signifikant höheren Genauigkeit und Geschwindigkeit im ventralen Bereich suchten als im zentralen und dorsalen. Ein möglicher Grund für diese Beobachtung, könnte z.B. in verschiedenen großen rezeptiven Feldern im ventralen und dorsalen Augenbereich liegen. Eine alternative Erklärungsmöglichkeit ist ein unterschiedlicher Fokus in der Aufmerksamkeit. Bienen könnten ihre Aufmerksamkeit auf den ventralen Bereich des Sichtfeldes während der Blütensuche fokussieren, da in diesem Bereich die höchste Wahrscheinlichkeit liegt eine Blume zu detektieren (Skorupski et al. 2006).

Auch bei anderen Versuchen konnten bereits Unterschiede in den visuellen Fähigkeiten zwischen dem oberen und dem unteren visuellen Feld bei Bienen festgestellt werden, die als Anpassungen an die Blütensuche gesehen werden könnten. Lehrer (1999) beispielsweise zeigte, dass diese dorsoventrale Asymmetrie beim frontalen visuellen Feld bei Honigbienen bei der Farbunterscheidung der Blüten in Form zweifarbiger Targets, die gegeneinander getestet wurden, vorhanden ist. Die Fähigkeit, Farben zu unterscheiden, war dabei in der unteren frontalen Augenregion besser als in der oberen. Lehrer führt diese Unterschiede nicht auf periphere Spezialisierungen, Farbpräferenzen in bestimmten Augenregionen oder auf die Anflugart der Biene zurück. Vielmehr sieht sie die Ursache in neuronalen Mechanismen zur besseren Suche nach Blüten, für deren Erkennung und bei der Landung auf ihnen vor allem der ventrale Teil des frontalen Sichtfeldes verwendet wird, in dem empfangene Stimuli von den Bienen mehr gewichtet werden. Diese neuronalen Mechanismen könnten die Information, die in jeder Augenregion eintrifft, filtern, so dass nur für diese Region relevante Teile verarbeitet werden (Lehrer 1998).

Zu der Erkenntnis, dass beim visuellen System der Honigbiene Asymmetrien vorliegen, und dass bei der Mustererkennung vor allem der ventrale Bereich des visuellen Systems eine Rolle spielt, mit dem z.B. auch Landmarken während des Flugs betrachtet werden, gelangte bereits Wehner (1972). Er testete die Reaktion von Honigbienen auf runde Objekte, die zur Hälfte schwarz und zur Hälfte weiß waren. Diese Objekte wurden im Test um verschiedene Winkel gedreht bzw. wurden schwarze Inserts in die weißen Hälften und umgekehrt dazugefügt. Dadurch änderte sich die Position der schwarzen und weißen Flächen im visuellen Feld der Honigbienen. Es zeigte sich, dass es signifikante Unterschiede bezüglich des Orts innerhalb des visuellen Feldes gab, der von den Veränderungen der Objekte betroffen war, also des oberen, des seitlichen und des unteren Teils des visuellen Feldes. Hierbei erwies sich der untere Bereich des visuellen Feldes, vor allem der mittlere Teil davon, als wichtig für die Mustererkennung. In ähnlichen Experimenten konnte auch die Bedeutung des unteren Teils des visuellen Sichtfeldes bei der Farbunterscheidung nachgewiesen werden (Menzel, Lieke 1983).

Die bisher erwähnten Arbeiten bezüglich der dorsoventralen Asymmetrie im visuellen System der Honigbiene befassten sich mit den Unterschieden in der oberen und unteren Hälfte von Objekten, auf die die Bienen trainiert wurden. Giger und Srinivasan (1997) konnten diese Asymmetrie und den Fokus der Aufmerksamkeit auf den ventralen Bereich des Sichtfeldes auch bei Honigbienen nachweisen, wenn sie einzelne Objekte im unteren und oberen Sichtbereich der Tiere (am Boden und an der Decke der Versuchsarena) platzierten. Der

dorsale und ventrale Bereich des visuellen Feldes der Bienen spielte hier bei der Erkennung von Musterorientierung keine Rolle, während der ventrale Bereich sich neben dem lateralen und frontalen bei der Farberkennung als wichtig herausstellte. Gelernte Farbinformation im ventralen Bereich wurde nicht als solche erkannt, wenn sie anschließend an der Decke der Arena präsentiert wurde. Dies deckt sich mit den Ansprüchen an die einzelnen Augenregionen bei der Blütensuche, da das dorsale visuelle Feld kaum für die Unterscheidung von Farben verwendet wird (Lehrer 1998).

Diese dorsoventrale Asymmetrie von Honigbienen bei der Blütensuche kann nun, wie bereits erwähnt, auf nicht modifizierbare, fixe neuronale Mechanismen zurückzuführen sein, so dass ventral empfangene Signale bei der Verarbeitung visueller Information mehr gewichtet werden (Lehrer 1998). Eine alternative Hypothese könnte eine unterschiedlich verteilte Fokussierung der Aufmerksamkeit über das visuelle Feld der Honigbiene je nach Erfahrung der Tiere und nach Situation sein (Skorupski et al. 2006). Trifft diese Hypothese zu, so müsste dieser nicht fest auf den ventralen Bereich verdrahtete Fokus in bestimmten Situationen oder Versuchen zu modifizieren sein.

In dieser Arbeit sollen daher nun folgende Fragestellungen geklärt werden:

- 1. Detektieren auch Hummeln Objekte effizienter, wenn diese im ventralen Bereich ihres visuellen Feldes präsentiert werden? Wenn eine solche dorsoventrale Asymmetrie auftritt, ist diese auf einen auf den ventralen Bereich fixierten neuronalen Verarbeitungsmechanismus oder auf eine modifizierbare Fokussierung der Aufmerksamkeit zurückzuführen? Unterscheiden sich Hummeln somit in ihrer Suchleistung, gemessen an ihrer Entscheidungszeit und ihren richtigen Entscheidungen, wenn sie in ihrem oberen oder unteren Sichtfeld bzw. in zufälliger Reihenfolge in beiden Sichtfeldhälften nach einem Target suchen müssen?*

Angesichts der Formen- und Farbenfülle einer Blumenwiese müssen Bestäuber, wie anfangs erwähnt, ihre Aufmerksamkeit bei der Blütensuche auf bestimmte Signale lenken, da sie nicht die gesamte dargebotene Information verarbeiten können (Lehrer 1998). Kann bei den Hummeln in diesen Versuchen eine dorsoventrale Asymmetrie bei der Suchleistung beobachtet werden, so müssten jene Hummeln, die in ihrem unteren Sichtbereich nach einem Target suchen müssen, die Aufgabe am besten und am schnellsten meistern. Dies kann aber nur unter der Voraussetzung, dass ein fest verdrahteter neuronaler Mechanismus eine bessere Verarbeitung ventral empfangener Signale bedingt, erwartet werden. Jene Hummeln, die in

zufälliger Reihenfolge in beiden Sichtfeldhälften suchen müssen und somit einen doppelt so großen Suchbereich wie die anderen beiden Gruppen besitzen, sollten am längsten brauchen, da sie bei jedem Anflug erst den Teil des Suchbereichs ausmachen müssen, in dem sich die Objekte befinden. Dadurch könnte der Suchprozess in zwei Phasen aufgeteilt werden. Von den Hummeln, die in ihrem oberen Sichtbereich suchen müssen, wird erwartet, dass sie anfangs eine längere Suchzeit und eine höhere Fehlerrate haben. Zeigen sie jedoch einen Lerneffekt und passen sich in ihrer Suchleistung jenen Tieren an, die im unteren Sichtbereich das Target präsentiert bekommen, so könnte solch ein Lerneffekt auf eine flexible, modifizierbare Aufmerksamkeit bei der Blütensuche hinweisen.

2. *In welchem Abstand vom Target erfolgt die Entscheidung, dieses anzufliegen? Besteht hier ein Unterschied zwischen den ersten Anflügen einer Hummel und den letzten, wenn sie möglicherweise bereits gelernt hat, in welchem Bereich sich die Target- und Distraktorpositionen befinden?*

Diese Frage soll durch die Ermittlung der Flugdauer der Hummeln beim Anflug auf das Target beantwortet werden. Erfolgt die Entscheidungsfindung in einem bestimmten Abstand vom Target, so wird erwartet, dass sie sich bei ihren Anflügen in bestimmten Bereichen vor dem Target länger aufhalten wird. Somit könnte gezeigt werden, ob die Hummeln bereits bei Flugbeginn die Entscheidung fällen, das Target anzufliegen.

## **2. Material und Methode**

Die Versuche wurden von Juli bis Oktober 2010 im Hummelflugraum der Universität Wien in der Althanstraße 14, 1090 Wien, durchgeführt.

### **2.1. Tiere**

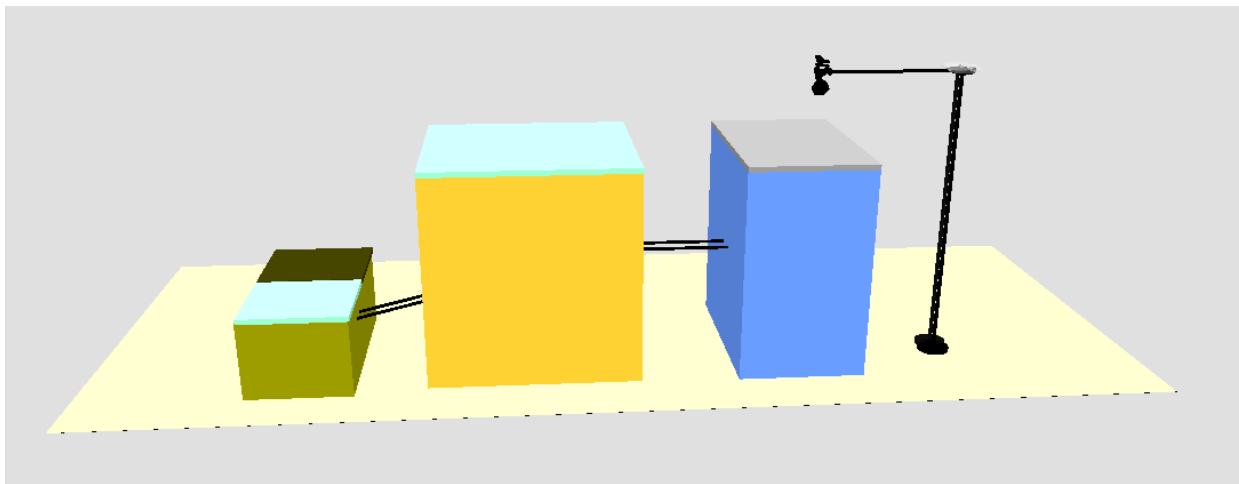
Für die Versuche wurden Individuen von *Bombus terrestris* L., 1758 getestet, da sich diese in zahlreichen Studien zur Untersuchung visueller Wahrnehmung (siehe Einleitung) aufgrund ihrer Blütenstetigkeit eignen (Raine & Chittka 2005).

Die getesteten Tiere stammten aus zwei Kolonien, die in 40 x 17,5 x 12 cm großen Nestboxen auf Katzenstreu gehalten wurden. Die Nestbox war in zwei Hälften unterteilt, eine

abgedunkelte, die das Nest enthielt, und ein Art Vorraum zur Flugbox (Abb. 1). Etwa einmal in der Woche wurde die Katzenstreu im Vorraum zum Nest gewechselt. Als Deckel für die Nestbox fungierte eine Plexiglasscheibe. Die Kolonien stammten von einem kommerziellen Züchter (Koppet, Berkel en Rodenrijs, NL) und bekamen 0,5-Molares Zuckerwasser sowie alle zwei Tage zwei Löffel tiefgekühlten Pollen als Nahrung, der direkt ins Nest gekippt wurde. Im Hummelflugraum herrschte ein 12-Stunden Tag/Nacht-Rhythmus. Das künstliche Tageslicht wurde durch Osram-Biolux-Tageslicht-Fluoreszenz-Röhren gewährleistet.

## 2.2. Versuchsaufbau

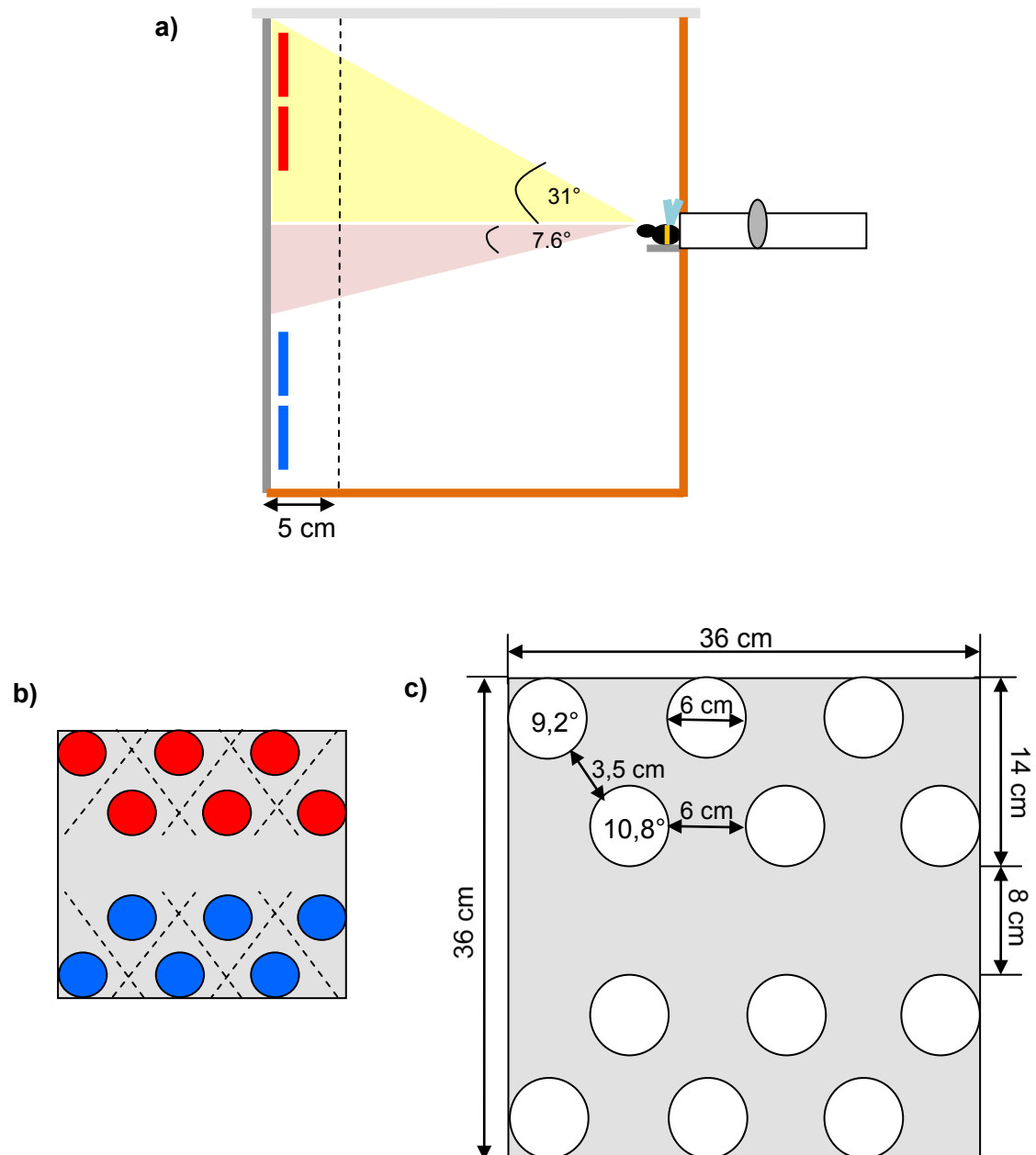
Von der Nestbox aus hatten die Tiere über eine Plexiglasröhre (Durchmesser 2 cm) Zugang zu der 40 x 43,5 x 35 cm großen Flugbox, die mit einer Plexiglasscheibe bedeckt war, und die ohne Regulierung von jedem Individuum betreten werden konnte. Eine weitere Röhre führte von dort in die 30 x 46 x 46 cm große Experimentierbox, in die nur die zu testenden Hummeln durchgelassen wurden. Die einzelnen Flüge wurden mit einer Sony Handycam DCR-SR77E gefilmt, die durch ein Stativ oberhalb der Experimentierbox angebracht war (Abb. 1).



**Abb. 1: Versuchsaufbau;** von links nach rechts: Die zweigeteilte Nestbox bestand aus einem abgedunkelten Teil und einem Vorraum, von dem eine Röhre zur Flugbox (Mitte) führte. Als Deckel fungierten Plexiglasscheiben. Von der Flugbox gelangten die Tiere durch eine Röhre in die Experimentierbox (hier blau dargestellt), die als Deckel ein Gitter hatte, durch das die darüber montierte Kamera die Anflüge filmen konnte.

Die Testwand der Experimentierbox, die sich gegenüber der Eintrittsöffnung befand, bestand aus einem Fotokarton, auf dem Targets und Distraktoren, sowie Zuckerwasser- und Chiningefäße angebracht werden konnten. Der Fotokarton war in drei horizontale Teile unterteilt und wies zwei Reihen zu je drei Stück von möglichen Target- bzw.

Distraktorpositionen im oberen Bereich der Fläche bzw. zwei Reihen im unteren Bereich der Fläche auf. Als Zuckerwasser- und Chiningefäße wurden Deckel von Reaktionsgefäßen der Firma Plastikbrand © verwendet, die während der Versuche auf kleine Plattformen unter den Objekten geklebt wurden. Unter dem Target befand sich ein Gefäß mit 1-Molarem Zuckerwasser, unter den Distraktoren Gefäße mit 0,12%igem Chinin, um eine höhere Genauigkeit bei der Suchleistung zu erhalten (Chittka et al. 2003). In einem Abstand von 5 cm vor dem Fotokarton war ein Netz aus Fäden als Entscheidungslinie angebracht, das vor jeder Objektposition eine Öffnung bildete (Abb. 2).



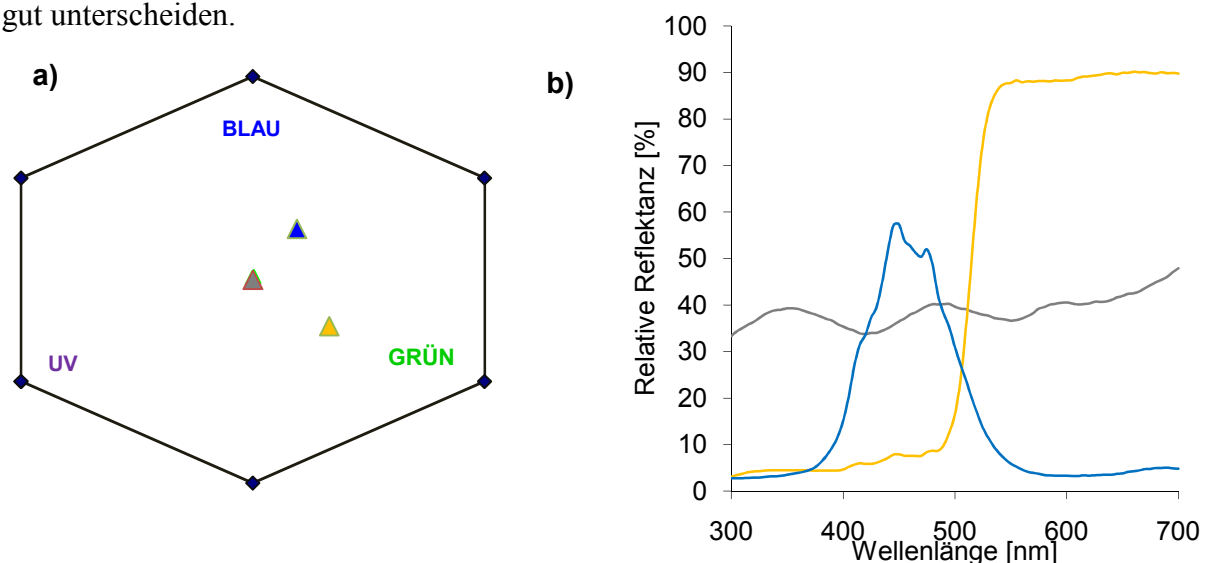
**Abb. 2: Experimentierbox und Testwand** a) Experimentierbox in Seitenansicht. Durch die Röhre, die durch eine Kartonscheibe verschlossen werden konnte, betrat die Hummel die Experimentierbox. Gegenüber dem Eingang befand sich die Testwand. Der Sehwinkel für den dorsalen bzw. ventralen Suchbereich betrug  $31^\circ$ , der leere Bereich zwischen der Horizontalen und dem Bereich der Objekte betrug  $7,6^\circ$ . Fünf cm vor der Wand befand sich die virtuelle Entscheidungslinie, hier strichliert dargestellt. Nach oben hin schloss die Box mit einem Gitter ab, durch das die Anflüge gefilmt werden konnten. b) Die Testwand mit den vier Reihen von möglichen Positionen für das Target bzw. die Distraktoren. Die strichlierten Linien stellen die als Entscheidungslinie fungierenden gespannten Fäden dar. Zum besseren Verständnis sind die oberen Reihen rot, die unteren Reihen blau dargestellt und entsprechen den roten bzw. blauen Balken in der Seitenansicht der Box (a). c) Die Testwand mit den genauen Maßen. Innerhalb einer Reihe betrug der Abstand zwischen den im Durchmesser 6 cm großen Objekten 6 cm, jedoch zwischen den Reihen nur 3,5 cm. Die Objekte in der 2. und 3. Reihe wurden mit einem Winkel von  $10,8^\circ$  von den Hummeln wahrgenommen, jene in der 1. und 4. Reihe mit  $9,2^\circ$ .

### 2.3. Targets und Distraktoren

Als Targets dienten gelbe (HKS 3N K+E Stuttgart, Stuttgart-Feuerbach, Deutschland), als Distraktoren blaue (HKS 43N) Kreise mit einem Durchmesser von 6 cm, die von der Hummel am Eingang der Testbox unter einem Winkel zwischen  $10,8^\circ$  (zentral) bzw.  $9,2^\circ$  (äußere Ecke) gesehen werden konnte. Bei diesen Winkeln können die Hummeln die Farbinformation der Objekte nutzen (Dyer et al. 2008). Als Hintergrund diente graues Papier.

Menschen nehmen Farben anders wahr als Tiere. Um nun quantitativ sichtbar zu machen, wie beispielsweise Blütenfarben von Bienen wahrgenommen werden, sind Messungen der spektralen Reflektanz dieser Farben notwendig. Außerdem muss die spektrale Empfindlichkeit der Farbrezeptoren bekannt sein (Chittka & Kevan 2005). In Abb. 3b sind die Kurven spektraler Reflektanz der verwendeten Farben aufgetragen. Durch das Farbhexagon nach Chittka (1992) lässt sich der Unterschied zwischen den verwendeten Farben sowie dem Hintergrund für die Hummeln sichtbar machen. Kontrastunterschiede zwischen Signalen der verschiedenen Farbrezeptoren bedingen den Ort der jeweiligen Farbe in diesem Hexagon (Chittka & Kevan 2005) (Abb. 3a). (Für Berechnungen siehe u. a. Spaethe et al. 2001, Chittka & Kevan 2005.)

Der aus dem Farbhexagon berechnete Farbkontrast von HKS 3N zum Hintergrund betrug 0,35, von HKS 43N zum Hintergrund 0,29 und der Abstand zwischen den verwendeten Farben 0,48 Hexagon-Einheiten. Je größer die Farbkontraste sind, desto unterschiedlicher erscheinen die Farben der Hummel. Diese kann somit die verwendeten Farben Blau und Gelb gut unterscheiden.



**Abb. 3:** a) **Farbhexagon** nach Chittka (1992). Die verwendeten Farben Blau, Gelb und Grau sind in Relation zu den drei Farbrezeptoren dargestellt b) **Spektrale Reflektanzkurven** der verwendeten Farben Blau und Gelb sowie des grauen Hintergrunds.



## **2.4. Training und Vorbereitung für die Versuchsabläufe**

Bei den Versuchsdurchläufen mussten die Hummeln ein gelbes Target unter fünf Distraktoren erkennen und anfliegen. Die Tiere wurden dafür in den Tagen oder Stunden vor den Versuchen in der Flugbox mit einer 14 x 35 cm großen Trainingswand konfrontiert, auf der ein gelbes Target in 24,7 cm Höhe und ein Gefäß mit Zuckerwasser darunter (1-Molar) platziert waren. Die Position der Trainingswand wurde alle 10 bis 20 Minuten in der Flugbox verändert. Flogen schließlich immer mehr Hummeln die Trainingswand an und sammelten dort Zuckerwasser, wurde die Farbe „Gelb“ als gelernt angesehen und der Zugang zur Experimentierbox geöffnet. Als Hilfestellung zum Auffinden des Zugangs zur Experimentierbox wurde vor manchen Versuchsdurchläufen über der Zugangsröhre ein im Durchmesser 3,5 cm kleines gelbes Target geklebt. Die Trainingswand wurde dann von der Flugbox in die Experimentierbox gestellt. Fand eine Hummel durch die Röhre in die Experimentierbox und flog die Trainingswand an, wurde sie mit einem Opalithplättchen individuell markiert. Nach insgesamt drei bis fünf Anflügen auf die Trainingswand, die jeweils an einer anderen Stelle in der Experimentierbox stand, startete der Versuchsdurchlauf für diese Hummel. Die Trainingswand wurde entfernt und das Target, die Distraktoren sowie die Chinin- und Zuckerwassergefäße je nach Versuchsgruppe, zu der diese Hummel gehörte, an den entsprechenden Stellen montiert. Bei der Auswahl der Hummeln wurde außerdem darauf geachtet, Arbeiterinnen mit einer Durchschnittsgröße zu nehmen, um die Suchleistung durch Größenvariation nicht zu beeinflussen (Spaethe & Weidenmüller 2002, Spaethe & Chittka 2003, Ings et al. 2005).

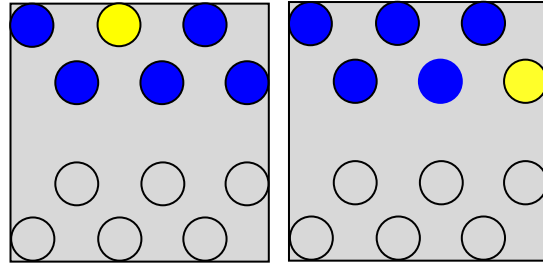
## **2.5. Testvorgang**

Die zu testenden Individuen wurden in drei Versuchsgruppen unterteilt und mussten immer ein gelbes Target neben fünf blauen Distraktoren in einem Suchfeld finden.

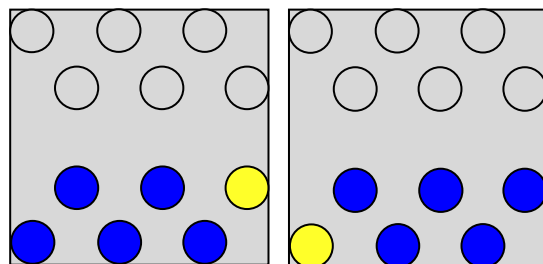
Gruppe 1 suchte ausschließlich in den oberen zwei der vier möglichen Target- bzw. Disktraktorreihen (Suchfeld „*Oben*“), Gruppe 2 in den unteren zwei Reihen (Suchfeld „*Unten*“) und Versuchsgruppe 3 in allen vier Reihen (Suchfeld „*Beides*“). Jedes Tier absolvierte 30 gültige Anflüge (s.u.), wobei bei 50% davon das Target jeweils in der oberen Reihe des jeweiligen Suchfeldes und 50% in der unteren Reihe zu finden war (Abb. 4). Die Targetposition wurde per Zufall durch Würfeln ermittelt, wobei nicht zweimal hintereinander

die gleiche Position und bei Versuchsgruppe 3 nicht mehr als zweimal hintereinander das gleiche Suchfeld (dorsal bzw. ventral) ausgewählt werden durfte.

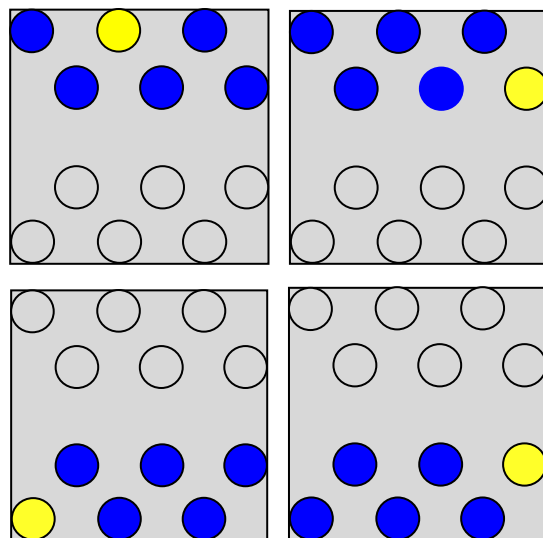
a) **Gruppe 1:** Suchfeld „Oben“



b) **Gruppe 2:** Suchfeld „Unten“



c) **Gruppe 3:** Suchfeld „Beides“



**Abb. 4: Die drei Versuchsgruppen und die Suchfelder im Überblick.** a) Bei Gruppe 1 befanden sich Target und Distraktoren nur in den Reihen 1 und 2; b) bei Gruppe 2 in den Reihen 3 und 4. Bei je 50% der Anflüge herrschte die linke Situation vor, bei der sich das Target in der jeweils oberen Reihe befand, und bei je 50% die rechte Situation mit einer Targetposition in der unteren Reihe. c) Bei Gruppe 3 befand sich das Target bei je 25% der Anflüge in der 1.-4. Reihe, wobei dann die Distraktoren, wie oben abgebildet, analog zu Gruppe 1 und 2 auf den benachbarten Positionen verteilt waren.

Als gültig wurden all jene Flüge gezählt, bei denen die die Experimentierbox betretende Hummel den Blick ausschließlich auf die Targetwand gerichtet hatte. Alle anderen Anflüge, bei denen die Hummel nach Eintritt in die Experimentierbox ein „Turn back and look“ - Verhalten zeigte, wurden bei der anschließenden Auswertung nicht miteinbezogen. Dieses Verhalten ist allerdings nicht mit jenem beschriebenen von Lehrer (1991, 1993) zu vergleichen, da dieses nach der Belohnung am Target geschah. Vielmehr handelte es sich hier sehr wahrscheinlich um Orientierungsflüge (Zeil et al. 1996), um sich den Eingang zur Experimentierbox einzuprägen. Nach jedem Anflug wurde die Hummel eingefangen und ins Nest zurückgesetzt, bis sie für den nächsten Anflug von allein wieder in der Experimentierbox erschien. Zwischen jedem Sammelflug wurde die Targetposition entsprechend geändert.

Nach drei Anflügen wurden das Target und das Zuckerwassergefäß gewechselt, nach neun Anflügen zusätzlich auch alle Distraktoren und Chiningefäße, um eventuelle olfaktorische Markierungen seitens der Hummel auszuschließen.

Gemessen wurden die Entscheidungszeit und die Zahl der richtigen Entscheidungen. Als richtige Entscheidung galt das Überfliegen der Entscheidungslinie an der Stelle, die sich vor der Position des Targets befand, unabhängig vom Ort der Landung des Tieres. Als Entscheidungszeit wurde die Zeit vom Erscheinen des Hummelkopfes in der Zugangsöffnung der Experimentierbox bis zum Überschreiten der Entscheidungslinie definiert. Sie wurde durch die Auswertung der Kameramitschnitte ermittelt.

Insgesamt 27 Tiere wurden getestet, wobei sich bei manchen die 30 Anflüge über zwei Tage zogen. In solchen Fällen wurden manchmal am zweiten Versuchstag noch Anflüge auf die Trainingswand vor der Weiterführung der Testphase zwischengeschaltet, die 30 Anflüge aber vollendet, da wie bei Chittka (1998) keine niedrigere Leistung durch die dazwischen liegende Nacht wie in anderen Versuchen (Kearar et al. 1996) zu beobachten war. Während eines Versuchsdurchlaufes wurde der Zutritt zur Experimentierbox nur der gerade zu testenden Hummel gewährt und die Zutrittsröhre ansonsten durch Trennscheiben verschlossen.

## **2.6. Auswertung**

Die richtigen Entscheidungen aller gültigen Flüge wurden gezählt und in die Analyse miteinbezogen.

Die Entscheidungszeit wurde aus den aufgezeichneten Videomitschnitten mit dem Programm „The Observer XT 7.0“ ermittelt und setzte sich aus der Zeit, die die Hummel auf dem Startblättchen am Eingang der Experimentierbox saß, und der Flugzeit zum Target bis zur

Überschreitung der Entscheidungslinie zusammen. Es wurde somit die gesamte Zeit erfasst, in der die Hummel die Objektwand sehen konnte.

Für die Ermittlung der Flugzeit in einzelnen Bereichen der Experimentierbox wurde die Flugstrecke von der Öffnung am Anfang der Experimentierbox bis zur Entscheidungslinie in 10 Abschnitte zu je 2,5 cm unterteilt. Abschnitt 1 begann bei der Röhre, Abschnitt 10 endete bei der Entscheidungslinie. Für die Auswertung wurde hier zusätzlich das Programm „SkillSpector Version 1.2.5“ verwendet, wobei als zu digitalisierender Punkt die Position des Hummelkopfes in einer 2D Frame Calibration definiert wurde.

Alle statistischen Analysen wurden mit dem Programm SPSS 14.0 und 15.0 mit einem Signifikanzniveau von  $p \leq 0,05$  durchgeführt.

### **3. Ergebnisse**

#### **3.1. Richtige Entscheidungen**

Die 27 getesteten Individuen, je 9 in den Gruppen 1 bis 3, mussten in den Versuchen das gelbe Target unter den fünf blauen Distraktoren finden. Überflogen sie an der Targetposition die Entscheidungslinie, so wurde dieser Flug als „richtig entschieden“ gewertet (s.o.). Nicht nur der Faktor „Versuch“, sondern auch die Faktoren „Block“ (entspricht dem zeitlichen Verlauf des Versuchs) und „Reihe“ können hier die Zahl der richtigen Entscheidungen der einzelnen Tiere beeinflusst haben.

„Versuch“ steht für die einzelnen Versuchsgruppen, das heißt, ob die Zugehörigkeit zu einer dieser Gruppen, die sich in ihrer Aufgabenstellung unterschieden, einen Einfluss auf die Zahl der richtigen Entscheidungen gehabt hat.

Unter „Reihe“ wird die Reihe innerhalb des Suchfeldes, in denen das Target platziert war, verstanden, womit dieser Faktor das Suchfeld in eine obere und eine untere Hälfte teilte. Demnach standen für die oberen Hälften des Suchfeldes die Objektreihe 1 in Gruppe 1, die Objektreihe 3 in Gruppe 2 und die Objektreihen 1 und 3 in Gruppe 3. Daraus resultieren die Objektreihe 2 für die Gruppe 1, die Objektreihe 4 für die Gruppe 2 und die Objektreihen 2 und 4 für die Gruppe 3 als die unteren Hälften der jeweiligen Suchfelder definierende Reihen. Der Faktor „Block“ bezieht sich auf die bereits durchgeführten Anflüge der zu testenden Hummel. Er weist darauf hin, ob die Erfahrung, die sie durch die zunehmende Anzahl an Anflügen gewonnen haben könnte, einen Lerneffekt bedingte und sie somit weniger Fehler

bei ihren Entscheidungen macht. Anders gesagt, beschreibt der mögliche Einfluss des Faktors „Block“, ob es einen Unterschied zwischen den ersten und den letzten Anflügen einer Hummel in Bezug auf die Zahl der richtigen Entscheidungen gab. Dafür wurden die 30 Anflüge in fünf Blocks zu je sechs Flügen geteilt.

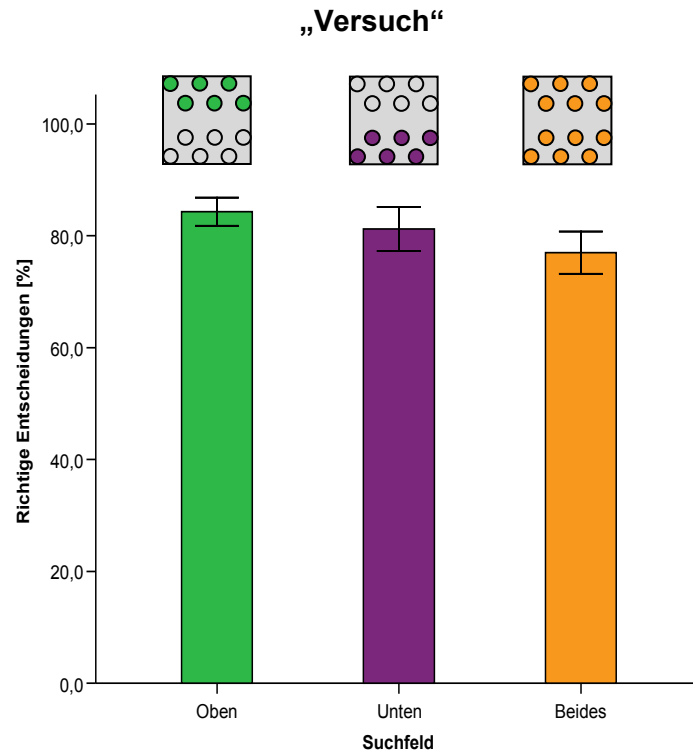
Um den Einfluss der oben genannten Faktoren zu testen, wurde eine ANOVA mit Messwiederholung für den Faktor „Reihe“ durchgeführt, wofür die Anzahl richtiger Entscheidungen mit einer ArcSin-Transformation umgewandelt wurden, um eine Normalverteilung zu erhalten. Die Ergebnisse sind in Tab. 1 angeführt.

**Tab. 1: Ergebnisse der ANOVA zur Analyse der richtigen Entscheidungen** in Bezug auf die Faktoren „Reihe“, „Block“ und „Versuch“ und deren Kombination. Signifikante Ergebnisse (für  $p \leq 0,05$ ) sind fett hervorgehoben.  $\eta$  der einzelnen Ergebnisse ist angegeben.

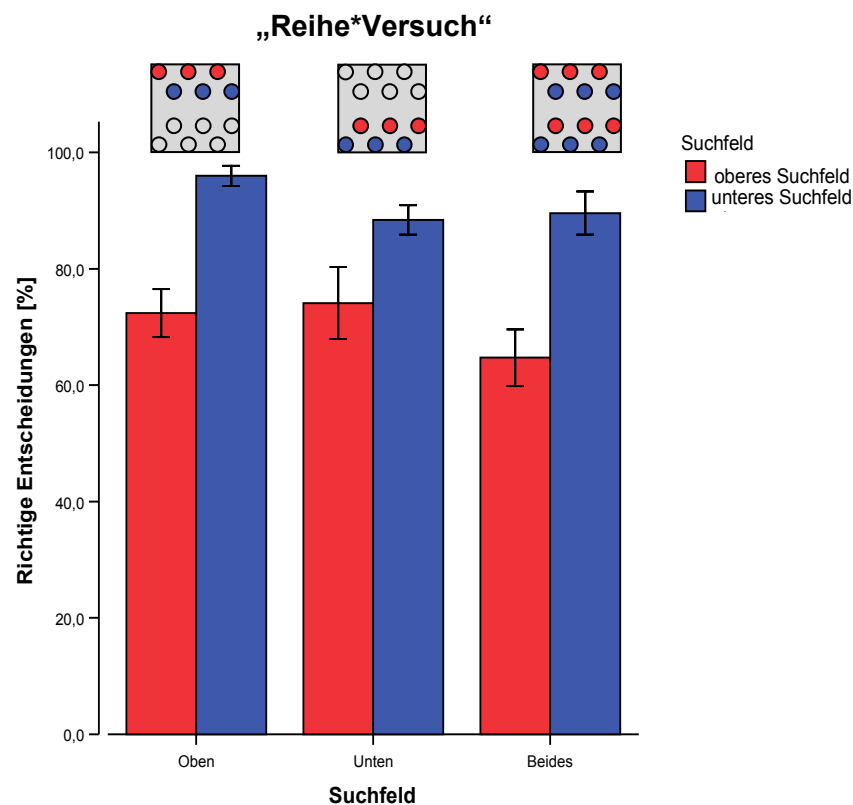
	df	F	Signifikanz	$\eta$
Innersubjekteffekte				
Reihe	1	79,589	<b>0,000</b>	<b>0,339</b>
Reihe*Block	4	2,284	0,064	0,071
Reihe*Versuch	2	2,326	0,102	0,037
Reihe*Block*Versuch	8	2,836	<b>0,006</b>	<b>0,159</b>
Fehler	120			
Zwischensubjekteffekte				
Block	4	10,313	<b>0,000</b>	<b>0,256</b>
Versuch	2	1,829	0,165	0,030
Block*Versuch	8	1,590	0,135	0,096

Die Häufigkeit der richtigen Entscheidungen unterschied sich bei der Aufteilung in Blöcke (Block\*Versuch) und bei der Aufteilung der Targetpositionen „obere Hälfte“ und „untere Hälfte“ (Reihe\*Versuch) nicht zwischen den drei Versuchsgruppen und war somit nicht abhängig von den Suchfeldern „Oben“, „Unten“ und „Beides“ (Abb. 5).

a)



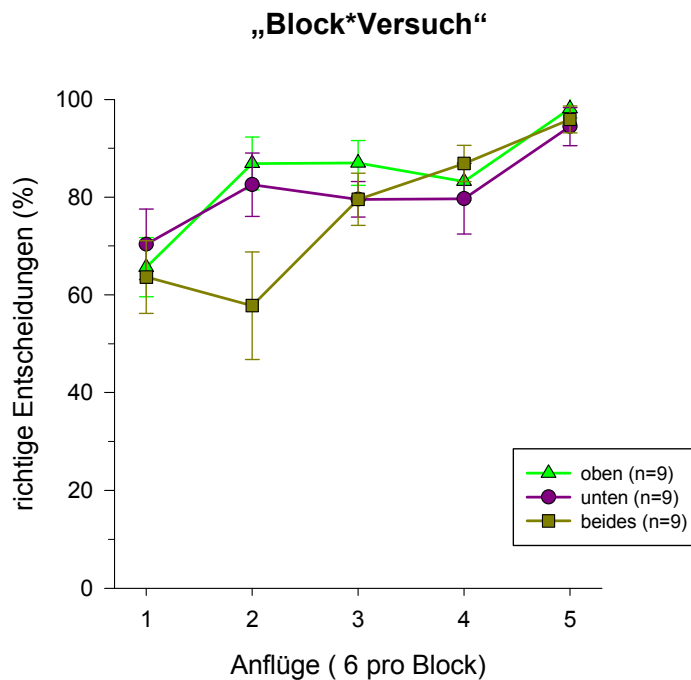
b)



**Abb. 5:** Die prozentuell richtigen Entscheidungen mit Standardfehler (y-Achse) in den drei **Versuchsgruppen** (x-Achse). Zur besseren Übersicht sind kleine Abbildungen des jeweiligen Suchfelds in den entsprechenden Farben dazugefügt; das Target war jedoch stets gelb und die Distraktoren waren immer blau. a) Alle gültigen Anflüge der drei Versuchsgruppen. b) Alle gültigen Anflüge der drei Versuchsgruppen geteilt in die obere (rot) und untere (blau) Hälfte des jeweiligen Suchbereichs. Die roten und blauen Balken unterscheiden sich in allen Versuchsgruppen signifikant voneinander (siehe Tab. 1).

Teilt man die Anflüge in die oben bereits erwähnten Blöcke zu je sechs Flügen auf, so ergibt sich dabei ein signifikanter Einfluss auf die Häufigkeit richtiger Entscheidungen

( $F_{4,120} = 10,313$ ;  $p = 0,000$ ). In Abb. 6 wird ersichtlich, dass unabhängig von der jeweiligen Versuchsgruppe ein Lerneffekt vorhanden ist, der sich in einer höheren Anzahl richtiger Entscheidungen mit steigender Zahl von Anflügen ausdrückt.



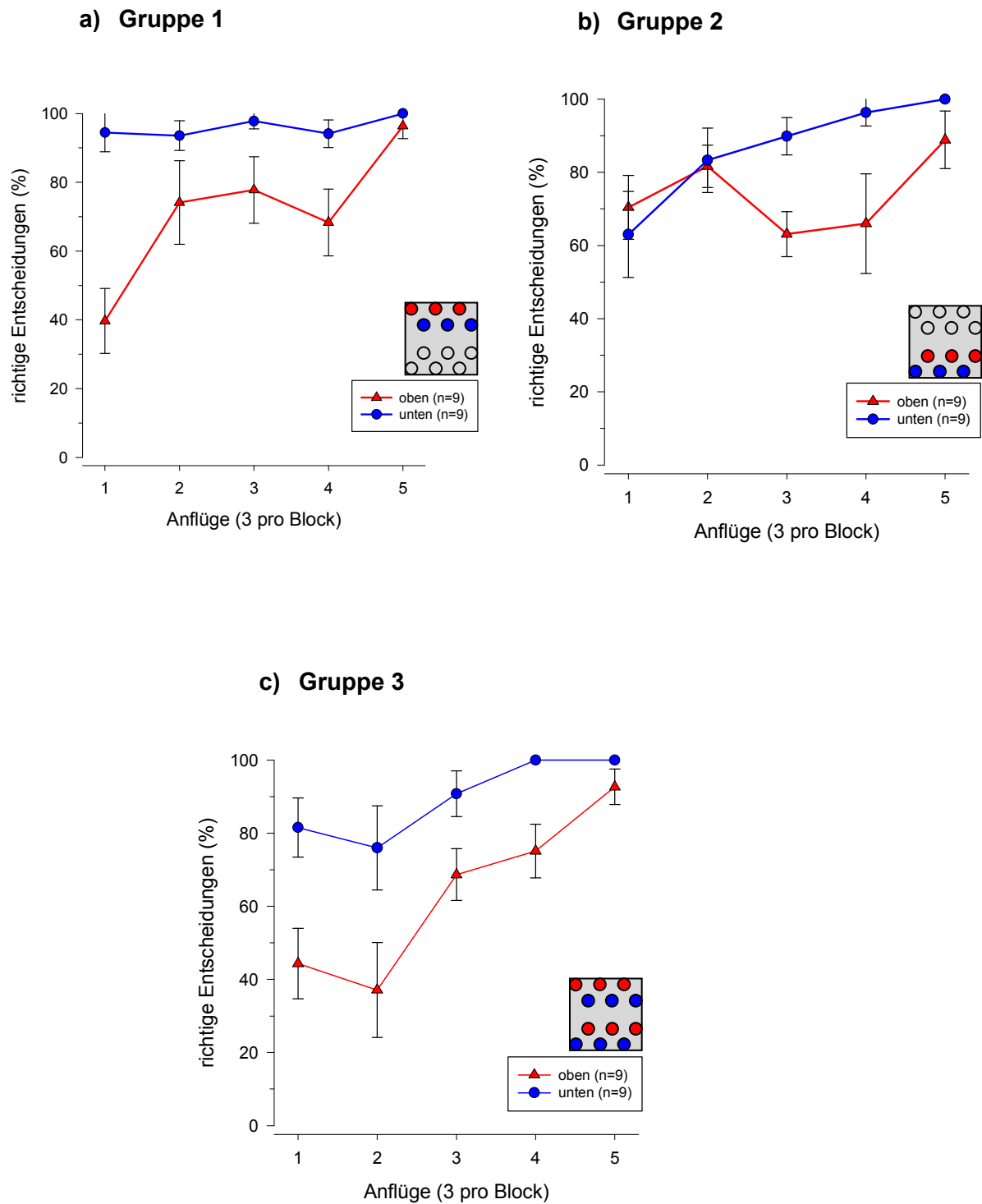
**Abb. 6:** Die prozentuell richtigen Entscheidungen (y-Achse) der drei Versuchsgruppen aufgeteilt in Blöcke zu je sechs Anflügen (x-Achse). Die Versuchsgruppen unterscheiden sich in ihren Leistungen nicht, jedoch wird hier der signifikante Einfluss des Faktors „Block“ und somit der Lerneffekt sichtbar.

Ein weiterer Punkt, der die Leistung der Hummeln beeinflusste, war die Reihe, in der sich das Target befand ( $F_{1,120} = 79,589$  ;  $p = 0,000$ ). Für jede Gruppe war es somit von Bedeutung, ob das Target sich in der jeweils oberen Reihe bzw. oberen Hälfte ihres Suchbereichs befand oder in der unteren. Die als einheitliche Suchfelder angelegten Bereiche wurden somit von den Hummeln nochmals unterteilt. Die Kombination „Reihe\*Block“ ergab hingegen kein signifikantes Ergebnis ( $F_{4,120} = 2,284$  ;  $p = 0,064$ ). Das heißt im Laufe des Versuchs wurden die Hummeln zwar effizienter im Auffinden der Targets, der Unterschied zwischen oberer und unterer Reihe blieb aber bestehen. Bei Gruppe 1 mit dem Suchfeld in den oberen zwei Reihen und bei Gruppe 3, die in allen vier Reihen suchte, unterschieden sich in Block 1 die Leistungen zwischen den jeweiligen Suchfeldhälften (Mann-Whitney Test:

Gr. 1:  $U = 6$  ,  $Z = -3,294$  ,  $p = 0,001$  ; Gr. 3  $U = 14$  ,  $Z = -2,457$  ,  $p = 0,023$ ). Die Leistungen in Block 1 bei Versuchsgruppe 2, die in den unteren zwei Reihen suchte (Mann-Whitney Test:  $U = 36,5$  ,  $Z = -0,373$  ,  $p = 0,784$ ), sowie jene in Block 5 bei allen drei Versuchsgruppen unterschieden sich zwischen den jeweiligen Suchfeldhälften nicht (Mann-Whitney Test: Gr.1  $U = 36$  ,  $Z = -1$  ,  $p = 1$  ; Gr.2  $U = 31,5$  ,  $Z = -1,455$  ,  $p = 0,471$  ; Gr.3  $U = 31,5$  ,  $Z = -1,458$  ,  $p = 0,471$ ). Dies zeigt, dass bei Block 5 durch den Lerneffekt kein Unterschied mehr zwischen den Reihen bestand.

In Abb. 7 ist für alle drei Versuchsgruppen der oben erwähnte Lernerfolg durch Aufteilung der 30 Anflüge in die fünf Blöcke aufgetragen. Hier wird ersichtlich, dass die Hummeln bei der unteren Hälfte des Suchfeldes fast immer besser waren als in der oberen.



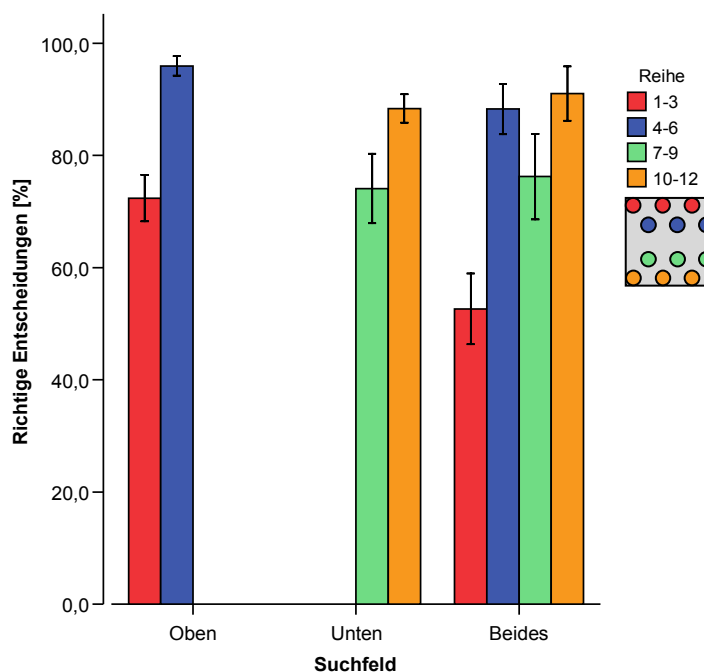


**Abb. 7: Aufteilung der nach den Suchfeldhälften getrennten 30 Anflüge in die einzelnen Blöcke.** Auf der x-Achse sind die Blöcke aufgetragen, wobei hier diesmal nur drei Anflüge miteinberechnet werden, da die sechs Flüge umfassenden Blöcke jeweils in die Gruppe „obere“ und „untere“ Reihe geteilt wurden. Auf der y-Achse ist die prozentuelle Anzahl richtiger Entscheidungen aufgetragen. Die Farben Blau und Rot dienen hier nur zur Orientierung, das Target war jedoch immer gelb und die Distraktoren waren immer blau.

a) Gruppe 1 b) Gruppe 2 c) Gruppe 3

Die Kombination der drei Faktoren „Reihe\*Block\*Versuch“ ergab ebenfalls einen signifikanten Einfluss auf die Zahl der richtigen Entscheidungen ( $F_{8,120} = 2,836$  ;  $p = 0,006$ ). Der Lerneffekt bei den jeweiligen Suchreihen unterscheidet sich somit zwischen den drei Versuchsgruppen (Abb. 7 a-c).

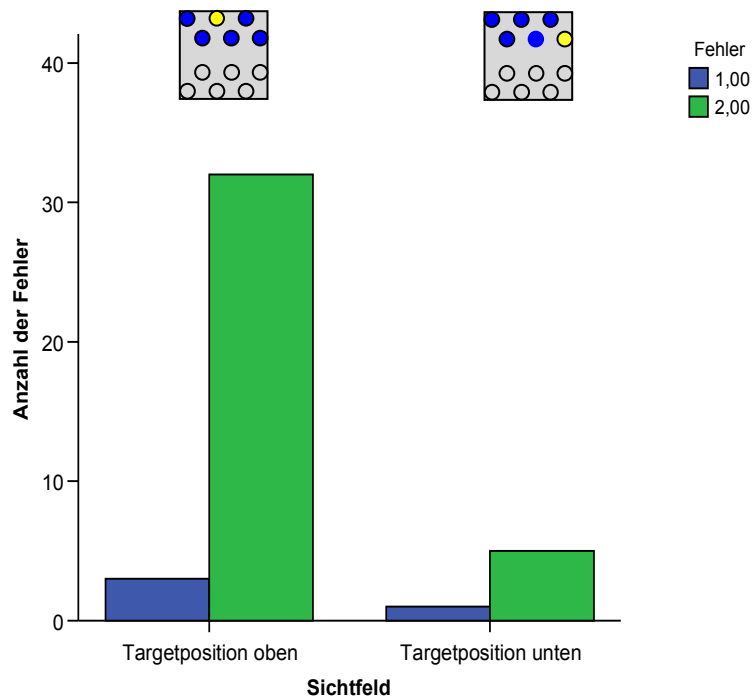
In den bisherigen Darstellungen wurden die Ergebnisse bei Gruppe 3, deren Suchfeld sich aus jenen der Gruppe 1 und 2 zusammensetzte, auch hinsichtlich der beiden Suchfeldhälften, die unter dem Faktor „Reihe“ definiert waren, ausgewertet. Allerdings unterscheidet sich die Aufgabenstellung dieser Gruppe durch Einbeziehung aller vier möglichen Objektreihen von den anderen Versuchsgruppen. Die Reihe, in der sich das Target befand, hatte in allen drei Gruppen einen signifikanten Einfluss auf die Häufigkeit richtiger Entscheidungen. Betrachtet man nun die Ergebnisse der drei Gruppen in den einzelnen Reihen, so zeigt sich ein Unterschied zwischen den Leistungen in den einzelnen Reihen bei Gruppe 1 bzw. 2 gegenüber den Ergebnissen in den einzelnen Reihen bei Gruppe 3. In dieser waren zwar auch die jeweils unteren Sichtfeldhälften, also die Reihen 2 und 4, besser als die oberen. Die Zahl richtiger Entscheidungen in Reihe 1 fällt jedoch, wenn die Hummeln potentiell alle vier Reihen abzusuchen hatten (Gruppe 3), deutlich geringer aus, als wenn diese nur im oberen Bereich der Objektwand (Gruppe 1) zu suchen hatten (Abb. 8).



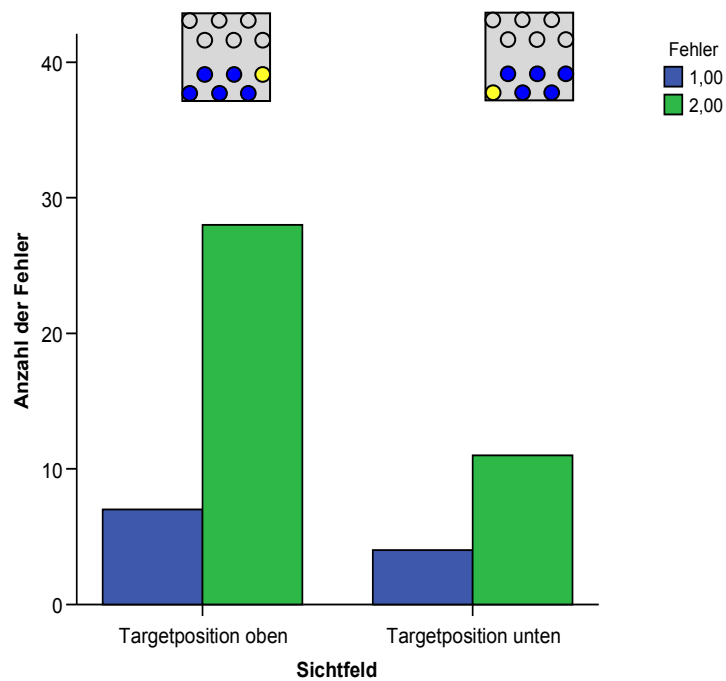
**Abb. 8: Richtige Entscheidungen in Prozent (y-Achse) mit Standardfehler der drei Versuchsgruppen (x-Achse) geteilt nach den Objektreihen.** Reihe 1 (rot) erzielt bei Gruppe 3 eine geringere Anzahl an richtigen Entscheidungen als in Gruppe 1. Die Zahlen in der Legende entsprechen den einzelnen Targepositionen von oben nach unten durchnummeriert. Die Farben der Balken und des kleinen Inserts dienen zur besseren Übersicht, das Target war jedoch immer gelb und die Distraktoren waren immer blau.

In den bisher erwähnten Ergebnissen wurde ausschließlich die Anzahl der richtigen Entscheidungen in Abhängigkeit verschiedener Einflussfaktoren betrachtet. Alle anderen Flüge wurden als „falsch entschieden“ klassifiziert. Nun wurde in den zwei Versuchsgruppen mit den Suchfeldern „Oben“ und „Unten“ der Ort der falschen Entscheidungen in Abhängigkeit von der Reihe des Targets aufgetragen (Abb. 9). Bei falsch entschiedenen Anflügen überquerten die Hummeln die Entscheidungslinie an einer anderen Position als jener vor der Targetposition. Wie in Abb. 9 ersichtlich ist, passierten mehr Fehler, indem sich die Hummeln für die untere Hälfte des jeweiligen Suchfeldes entschieden, sowohl bei einer Targetposition in der oberen Hälfte als auch in der unteren. Als Fehler Typ 1 wurde die Überschreitung der Entscheidungslinie in der oberen Hälfte des Suchfeldes, als Fehler Typ 2 in der unteren Suchfeldhälfte definiert. Insgesamt passierten in allen drei Versuchsgruppen mehr Fehler, wenn sich das Target in der oberen Hälfte des Suchfeldes befand.

### a) Gruppe 1

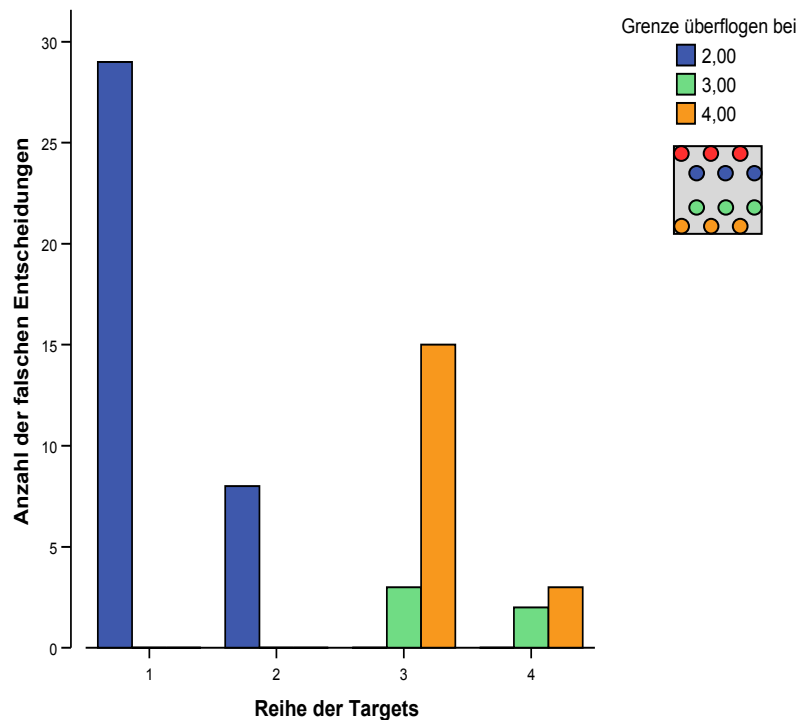


### b) Gruppe 2



**Abb. 9: Falsche Entscheidungen in Abhängigkeit von der Targetposition**, die auf der x-Achse in Form der jeweiligen Hälfte des Suchfeldes abgebildet ist. Auf der y-Achse ist die absolute Anzahl der Fehler aufgetragen. a) Gruppe 1 mit dem Suchfeld „Oben“ b) Gruppe 2 mit dem Suchfeld „Unten“. Bei beiden Gruppen überflog die Hummel bei einer falschen Entscheidung häufiger die untere Suchfeldhälfte (Fehler Typ 2) als die obere (Fehler Typ 1).

Bei Gruppe 3 mit dem Suchfeld „Beides“ zeigt sich ein ähnliches Bild wie bei Gruppe 1 und 2. Bei einer Targetposition in den ersten zwei Reihen überflogen die Hummeln in allen Fällen die Entscheidungslinie in der Reihe 2. Befand sich das Target in Reihe 3 oder 4, wurde die Linie in beiden Reihen überschritten, jedoch analog zu Gruppe 2 in Reihe 4 viel öfter als in Reihe 3 (Abb. 10).



**Abb. 10: Falsche Entscheidungen in Abhängigkeit der vier Objektreihen in Gruppe 3 mit dem Suchfeld „Beides“.** Auf der x-Achse sind die Orte der falschen Entscheidungen in Form der vier Reihen und auf der y-Achse die Anzahl der Fehler aufgetragen. Bei einer Targetposition in den ersten zwei Reihen überflogen die Hummeln bei falschen Entscheidungen ausschließlich die Entscheidungslinie der Reihe 2. In der unteren wurden die Linien beider Reihen mit Schwerpunkt auf der Reihe 4 überflogen. Die Farben der Balken und des kleinen Inserts dienen zur besseren Übersicht, das Target war jedoch immer gelb und die Distraktoren waren immer blau.

### 3.2. Entscheidungszeit

Die Entscheidungszeit wurde definiert als die Zeitspanne zwischen dem Auftauchen des Hummelkopfes in der Zutrittsröhre bis zum Überfliegen der Entscheidungslinie. Sie wurde mit dem Programm „The Observer XT 7.0“ aus den Videoaufzeichnungen der Anflüge ermittelt.

Auch hier wurde analog zu den richtigen Entscheidungen der Einfluss der drei Faktoren „Versuch“, „Block“ und „Reihe“ (s.o.) auf die Entscheidungszeit der Hummeln mit einer

ANOVA mit Messwiederholung für den Faktor „Reihe“ berechnet. Die Normalverteilung der gemessenen Zeiten wurde mit Hilfe der Log-Transformation gewonnen. Die Ergebnisse der ANOVA sind in Tab. 2 aufgelistet.

**Tab. 2: Ergebnisse der ANOVA zur Analyse der Entscheidungszeit** in Hinblick auf die Einflussfaktoren „Reihe“, „Block“ und „Versuch“, sowie deren Kombination. Signifikante Ergebnisse (für  $p \leq 0,05$ ) sind fett hervorgehoben,  $\eta$  der einzelnen Ergebnisse ist angegeben.

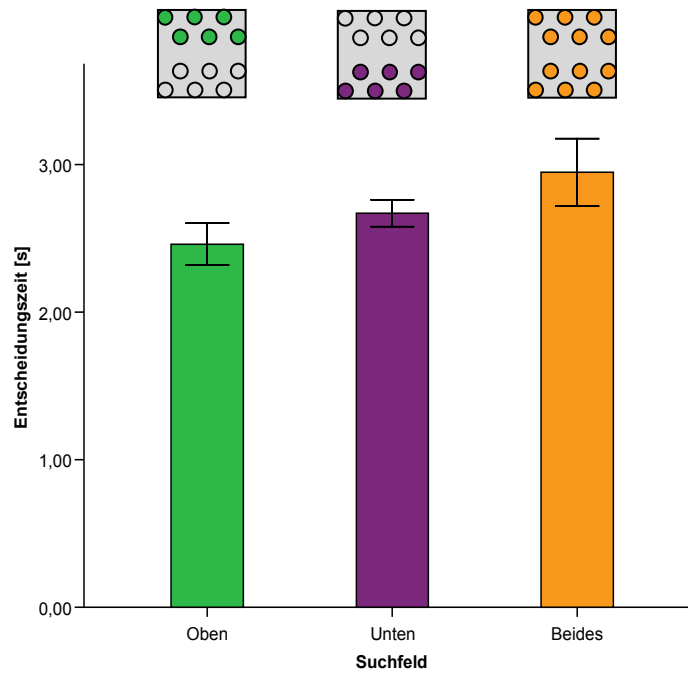
	df	F	Signifikanz	$\eta$
Innersubjekteffekte				
Reihe	1	113,865	<b>0,000</b>	<b>0,487</b>
Reihe*Block	4	0,529	0,715	0,017
Reihe*Versuch	2	1,184	0,310	0,019
Reihe*Block*Versuch	8	1,568	0,142	0,095
Fehler	120			
Zwischensubjekteffekte				
Block	4	0,374	0,827	0,012
Versuch	2	6,474	<b>0,002</b>	<b>0,097</b>
Block*Versuch	8	0,650	0,734	0,042

Der Faktor „Versuch“ zeigte hier einen signifikanten Einfluss auf die Entscheidungszeit ( $F_{2,120} = 6,474$  ;  $p = 0,002$ ). Die Hummeln der drei Versuchsgruppen unterschieden sich somit bei ihren Anflügen in der Zeit, die sie bis zum Überqueren der Entscheidungslinie brauchten (Abb. 11a). Durchgeführte Post Hoc Tests zeigten einen Unterschied zwischen den Versuchsgruppen 1 und 3 bezüglich Entscheidungszeit (Tukey: Gr. 1:2  $p = 0,219$ ; **Gr.1:3  $p = 0,001$** ; Gr. 2:3  $p = 0,137$ ; Bonferroni: Gr.1:2  $p = 0,290$ ; **Gr.1:3  $p = 0,001$** ; Gr. 2:3  $p = 0,171$ ).

Die Kombination der Faktoren „Block\*Versuch“ ( $F_{8,120} = 0,650$  ;  $p = 0,734$ ) (Abb. 12) zeigte auch hier keinen Einfluss auf die Entscheidungszeit, genauso wie die Kombination „Reihe\*Versuch“ ( $F_{2,120} = 1,184$ ;  $p = 0,31$ ). Zwischen den Versuchsgruppen konnten also keine Unterschiede bezüglich der Reihen („obere Suchfeldhälfte“ und „untere Suchfeldhälfte“) gemessen werden (Abb. 11b).

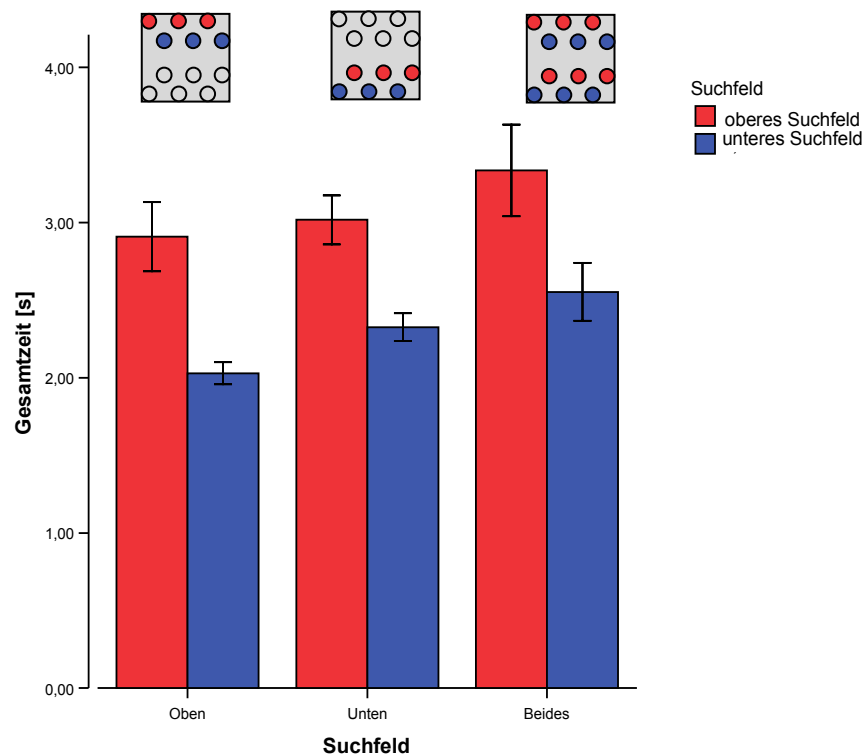
a)

„Versuch“



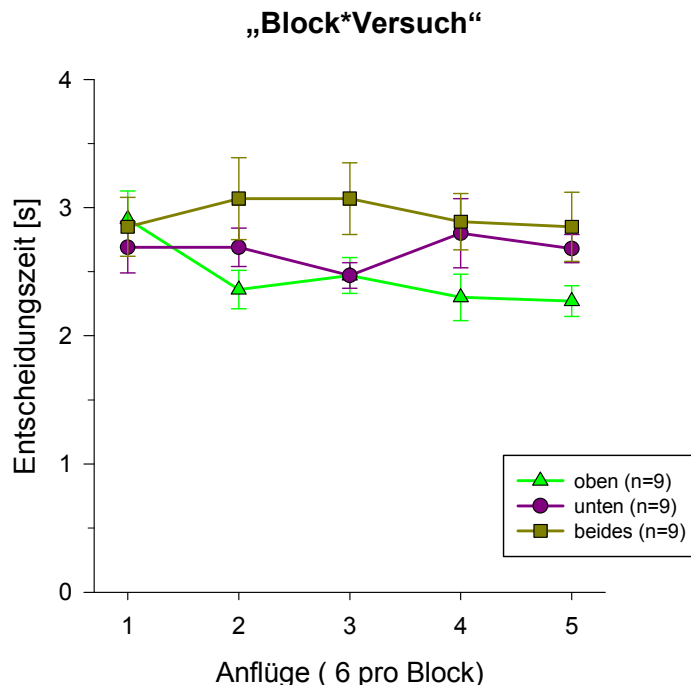
b)

„Reihe\*Versuch“



**Abb. 11: Mittlere Entscheidungszeit mit Standardfehler (y-Achse) in den drei Versuchsgruppen (x-Achse).** Zur besseren Übersicht sind kleine Abbildungen des jeweiligen Suchfelds in den entsprechenden Farben dazugefügt; das Target war jedoch stets gelb und die Distraktoren waren immer blau. a) Mittlere Entscheidungszeiten der drei Versuchsgruppen. b) Entscheidungszeiten der drei Versuchsgruppen geteilt in die obere (rot) und untere (blau) Hälfte des jeweiligen Suchbereichs.

Der Faktor „Block“ hat hier auf die Entscheidungszeiten der getesteten Hummeln keinen Einfluss ( $F_{4, 120} = 0,374$  ;  $p = 0,827$ ), d.h. zum aufgetretenen Lerneffekt bei der Zahl der richtigen Entscheidungen scheint Erfahrung keinen Einfluss auf die Entscheidungszeiten zu haben (Abb. 12).

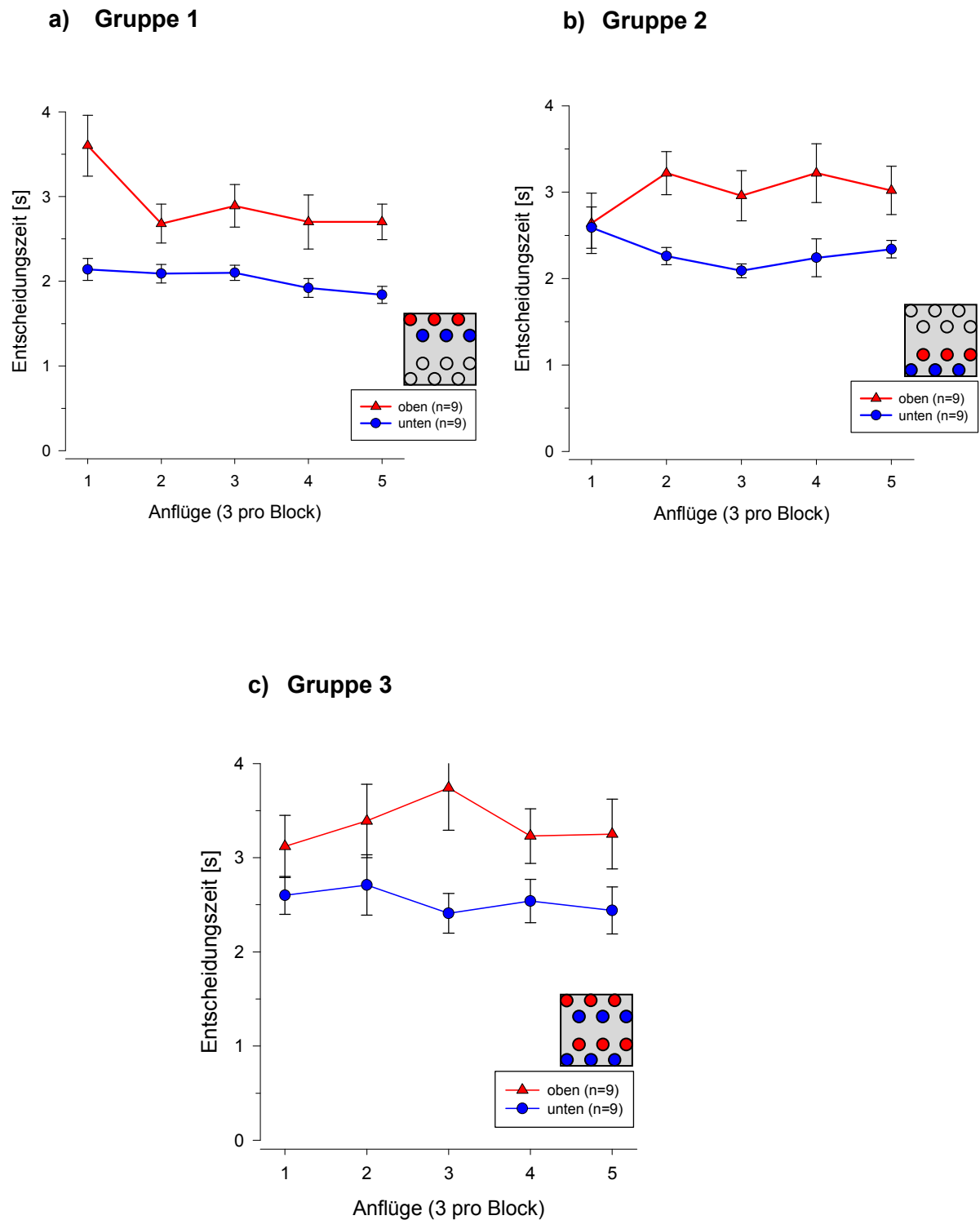


**Abb. 12: Aufteilung der Entscheidungszeit der 30 Anflüge der getesteten Hummeln zu Blocks zu je sechs Anflügen** (x-Achse). Auf der y-Achse ist die mittlere Entscheidungszeit in Sekunden aufgetragen. Der Faktor „Block“ beeinflusste die Entscheidungszeit der hinsichtlich dieser Zeit signifikant unterschiedlichen Versuchsgruppen nicht.

Der Faktor „Reihe“ hingegen beeinflusste, wie schon bei der Zahl der richtigen Entscheidungen gezeigt, die Entscheidungszeit der drei Versuchsgruppen signifikant ( $F_{1,120} = 113,865$ ;  $p = 0,000$ ) (Abb. 11b, 13). Auch hier scheinen die Hummeln das dorsale bzw. ventrale Suchfeld in zwei Hälften zu unterteilen, wobei sie bei einem in der dorsalen Hälfte platzierten Target jeweils länger brauchten, um die Entscheidungslinie zu erreichen (Abb. 11).

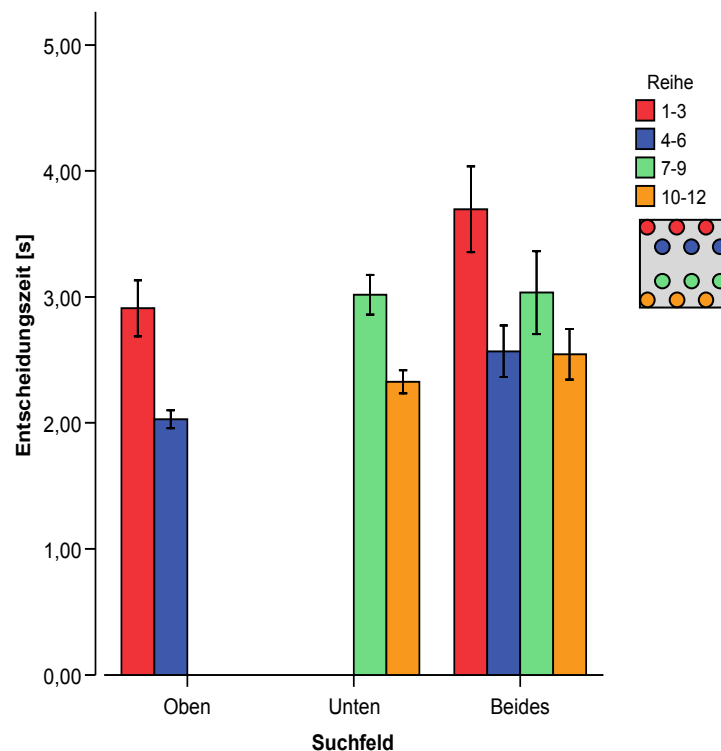
Die Kombination „Reihe\*Block“ hingegen zeigte keinen Einfluss auf die Entscheidungszeit ( $F_{4,120} = 0,529$  ;  $p = 0,715$ ) (Abb. 13).





**Abb. 13: Entscheidungszeiten der drei Versuche getrennt nach den Suchfeldhälften (dorsal bzw. ventral) aufgeteilt auf die Blöcke.** Auf der x-Achse sind die Blöcke aufgetragen, wobei hier diesmal nur drei Anflüge miteinberechnet werden, da die sechs Flüge umfassenden Blöcke je in eine Hälfte geteilt wurden. Auf der y-Achse ist die mittlere Entscheidungszeit in Sekunden aufgetragen. Die Farben Blau und Rot der Graphen sowie der kleinen Übersichtsinsets dienen hier nur zur Übersicht, die Targets waren jedoch immer gelb und die Distraktoren waren immer blau a) Gruppe 1 b) Gruppe 2 c) Gruppe 3

Die Targetposition bzw. die Reihe, in der sich das Target befand, war in allen drei Versuchsgruppen bezüglich der Entscheidungszeit bei den Anflügen signifikant, da die Hummeln für ein Target im ventralen Bereich jeweils schneller waren als bei einem Target im dorsalen Bereich. Nun soll analog zu Abb. 10 die Entscheidungszeit in den einzelnen Reihen, vor allem bei Gruppe 3, näher betrachtet werden. Wie bereits erwähnt, unterscheidet sich das Suchfeld von Gruppe 3 von den anderen beiden Versuchsgruppen, wodurch auch beim Faktor „Reihe“ jeweils zwei Reihen berücksichtigt wurden. War in Gruppe 3 das Target in den unteren Reihen (Reihe 2 und 4) der beiden Suchfeldhälften positioniert, so brauchten die Hummeln länger, um die Entscheidungslinie zu überqueren. Im Vergleich mit Gruppe 1 zeigt sich aber eine längere Entscheidungszeit für Gruppe 3, wenn das Target in der ersten Reihe platziert war (Abb. 14).

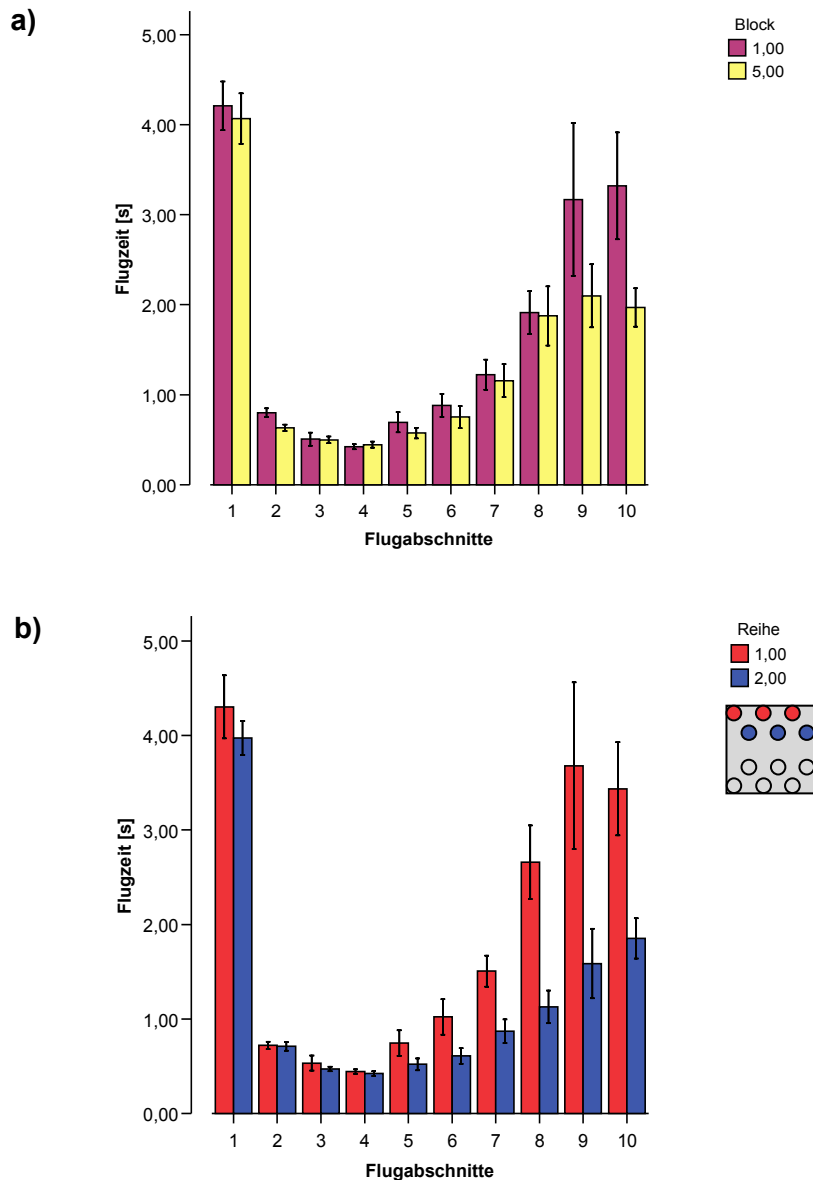


**Abb 14. Mittlere Entscheidungszeit in Sekunden (y-Achse) mit Standardfehler getrennt nach den drei Versuchsgruppen (x-Achse).** Befand sich das Target in Reihe 1 (rot), so wurde eine längere Entscheidungszeit in Gruppe 3 gegenüber Gruppe 1 gemessen. Die Zahlen in der Legende entsprechen den einzelnen Targetpositionen, von oben nach unten durchnummeriert. Die Farben der Balken und des kleinen Orientierungsinsets dienen zur besseren Übersicht, die Targets waren jedoch immer gelb und die Distraktoren waren blau.

### 3.3. Flugzeiten

Die 25 cm lange Strecke von der Eingangsröhre der Experimentierbox bis zur Entscheidungslinie wurde in 10 gleich große Abschnitte zu je 2,5 cm unterteilt. Für die Blöcke 1 und 5 (d.h. für die Anflüge 1-6 und 25-30) wurde die Aufenthaltsdauer bzw. Flugzeit im jeweiligen Abschnitt mit dem Programm „SkillSpector Version 1.2.5.“ ausgewertet.

Bei Versuch 1, bei dem die Hummeln die ersten zwei Reihen der Objektwand abzusuchen hatten, zeigte sich eine zunehmende Aufenthaltsdauer (und damit eine abnehmende Geschwindigkeit) je näher die Hummeln der Entscheidungslinie kamen. Die Hummeln beschleunigten auf ihrem Sammelflug und erreichten maximale Geschwindigkeit nach etwa 10 cm Flugstrecke. In einem bestimmten Abstand zur Rückwand bremsen sie wieder ab. Im ersten Abschnitt ist die auffallend hohe Flugzeit auf das Herumkrabbeln der Hummeln auf dem Startplättchen am Ende der Eingangsröhre bzw. Anfang der Experimentierbox zurückzuführen. In Abb. 15 ist die Flugzeit in den Flugabschnitten nach den beiden Suchfeldhälften (Reihe 1 und 2) und nach den zwei ausgewerteten Blöcken (Block 1 und 5) getrennt, wobei in beiden Fällen Unterschiede auftreten.



**Abb. 15: Durchschnittliche Flugzeit der Hummeln mit Standardfehler in Sekunden (y-Achse) der Versuchsgruppe 1 (dorsaler Suchbereich) auf der in 10 Abschnitte gegliederten Flugstrecke (x-Achse).**

a) Flugzeit getrennt nach den analysierten Blöcken b) Flugzeit getrennt nach der Reihe, in der sich das Target befand. In beiden Abbildungen wird der länger werdende Aufenthalt und somit die längere Flugzeit der Hummeln mit zunehmender Nähe zur Entscheidungslinie sichtbar.

Um diese möglichen Unterschiede aufzuzeigen, wurden in allen Abschnitten die beiden Balken (die zwei Blöcke oder die zwei Reihen) mit einem t-Test verglichen (Tab. 3). Die dafür notwendige Normalverteilung wurde durch Log-Transformation im Falle der Trennung nach Blöcken und durch Wurzeltransformation im Falle der Trennung nach Targetreihen erreicht. Um einen Anstieg des Fehlers 1. Art zu vermeiden (Nullhypothese wird fälschlicherweise verworfen), wurde eine Bonferroni-Korrektur durchgeführt, so dass das Signifikanzniveau bei  $p \leq 0,005$  festgelegt wurde.

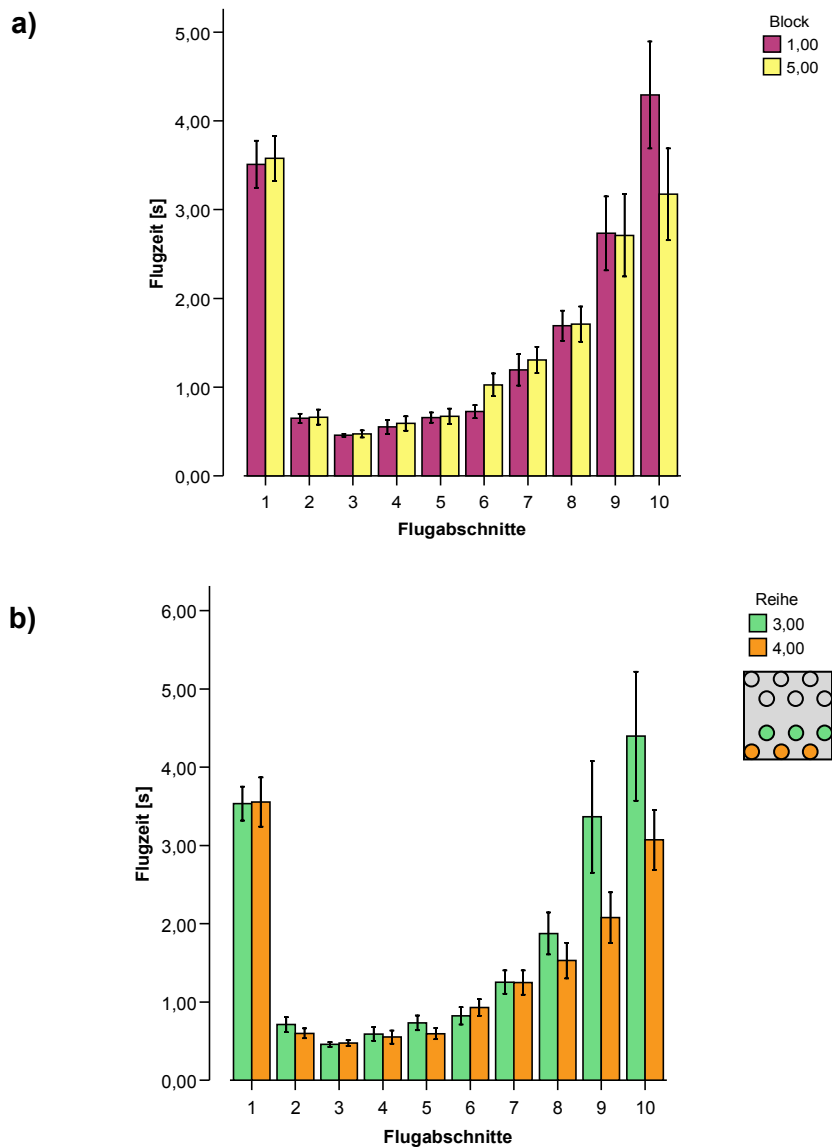
**Tab. 3: Vergleich der Flugzeit der Gruppe 1 (Suchfeld „Oben“) zugehörigen Hummeln in den 10 Abschnitten.** Die Flugzeit in den Abschnitten wurde sowohl in Bezug auf die Blöcke als auch auf die Reihen ausgewertet. Die Werte für die Trennung nach den Blöcken wurden Logtransformiert, jene für die Reihen Wurzeltransformiert. Signifikante Ergebnisse ( $p \leq 0,005$ ) sind fett hervorgehoben.

Flugabschnitt	Vergleich	t	df	Signifikanz
1	Block	0,587	8	0,573
2	Block	2,453	8	0,040
3	Block	-0,131	8	0,899
4	Block	-0,386	8	0,709
5	Block	1,404	8	0,198
6	Block	1,067	8	0,317
7	Block	0,415	8	0,689
8	Block	0,583	8	0,576
9	Block	2,525	8	0,036
10	Block	2,563	8	0,033
1	Reihe	1,173	8	0,275
2	Reihe	0,166	8	0,872
3	Reihe	0,685	8	0,512
4	Reihe	0,867	8	0,411
5	Reihe	1,793	8	0,111
6	Reihe	1,941	8	0,088
7	Reihe	3,782	8	0,005
8	Reihe	5,421	8	<b>0,001</b>
9	Reihe	4,168	8	<b>0,003</b>
10	Reihe	4,333	8	<b>0,003</b>

Unabhängig von der Anzahl bereits absolvierter Anflüge (Faktor „Block“) wurde die Flugzeit der Hummeln in den 10 Abschnitten von der Röhre bis zur Entscheidungslinie auch getrennt nach dem Faktor „Reihe“ verglichen. Hier zeigte sich ein Unterschied zwischen der oberen Suchfeldhälfte und der unteren in den Abschnitten 8 ( $t = 5,421$  ;  $df = 8$  ;  $p = 0,001$ ), 9 ( $t = 4,168$  ;  $df = 8$  ;  $p = 0,003$ ) und 10 ( $t = 4,333$  ;  $df = 8$  ;  $p = 0,003$ ). Die Hummeln hielten sich also nach bereits zurückgelegten 15 cm bis zur Entscheidungslinie länger auf, wenn das Target in der Reihe 1 platziert war.

Ähnlich zu Versuch 1 zeigte sich auch bei der Versuchsgruppe 2 die länger werdende Flugzeit, je näher die Hummeln sich der Entscheidungslinie näherten. Auch hier begann die Abnahme der Fluggeschwindigkeit etwa in der Mitte der Strecke zwischen Röhre und Entscheidungslinie, während die Flugzeit davor noch relativ gering war. Die Flugzeit im ersten Abschnitt entspricht wieder jener Zeit, die die Hummeln auf dem Startplättchen verbrachten. Abb. 16 zeigt die Flugzeit der 10 Flugabschnitte in Abhängigkeit der

ausgewerteten Blöcke 1 und 5, sowie der Targetpositionen in der dritten und vierten Objektreihe.



**Abb. 16 : Durchschnittliche Flugzeiten mit Standardfehler der Hummeln der Versuchsgruppe 2 (ventraler Suchbereich) in Sekunden (y-Achse) auf der in 10 Abschnitte gegliederten Flugstrecke (x-Achse).**

a) Flugzeit getrennt nach den analysierten Blöcken in den 10 Abschnitten b) Flugzeit getrennt nach der Reihe des Targets in den 10 Abschnitten. In beiden Abbildungen wird die längere Flugzeit mit bereits zurückgelegten Flugabschnitten sichtbar.

Analog zu Versuch 1 wurde nun ein t-Test mit anschließender Bonferroni-Korrektur mit logarithmisierten Daten bei der Trennung der Flugzeit in die Blöcke 1 und 5 und mit Daten nach Wurzeltransformation bei der Trennung in die zwei Reihen (Reihe 3 und 4) durchgeführt (Tab. 5).

**Tab. 5: Ergebnis der durchgeführten t-Tests zum Vergleich der Flugzeit in den ausgewerteten Blöcken 1 und 5 bzw. der Objektreihen 3 und 4 der Versuchsgruppe 2.** Die Werte für die Trennung nach den Blöcken wurden logarithmisiert, jene für die Reihen durch Wurzelziehen transformiert.

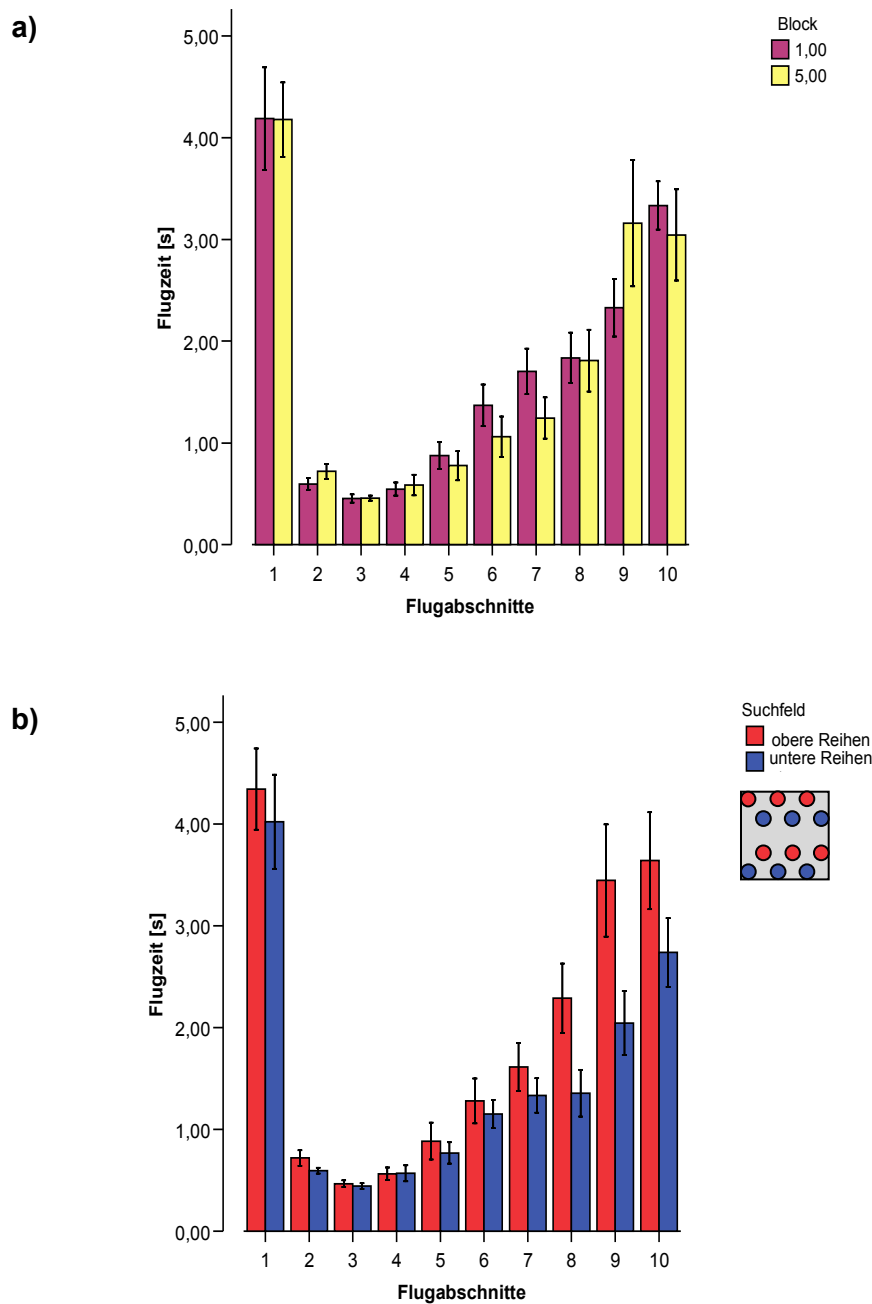
Flugabschnitt	Vergleich	t	df	Signifikanz
1	Block	-0,589	8	0,572
2	Block	0,093	8	0,928
3	Block	-0,222	8	0,830
4	Block	-0,605	8	0,562
5	Block	0,164	8	0,874
6	Block	-2,309	8	0,050
7	Block	-0,505	8	0,627
8	Block	0,049	8	0,962
9	Block	0,094	8	0,927
10	Block	2,257	8	0,054
1	Reihe	0,030	8	0,977
2	Reihe	0,932	8	0,379
3	Reihe	-0,346	8	0,738
4	Reihe	0,474	8	0,648
5	Reihe	1,389	8	0,202
6	Reihe	-0,819	8	0,436
7	Reihe	0,035	8	0,973
8	Reihe	0,809	8	0,442
9	Reihe	1,600	8	0,148
10	Reihe	1,649	8	0,138

Bezüglich des Faktors „Block“ konnte kein Unterschied zwischen den ersten und letzten sechs Anflügen in den einzelnen Flugabschnitten berechnet werden. Demnach hielten sich die Hummeln dieser Versuchsgruppe in den 10 Flugabschnitten in Block 1 und Block 5 der 30 Anflüge nicht unterschiedlich lang auf.

Auch hinsichtlich des Faktors „Reihe“ wurde kein signifikanter Unterschied in den 10 Flugabschnitten festgestellt. Die Hummeln brauchten demnach nicht länger, um die einzelnen Abschnitte zu durchfliegen, wenn das Target in einer bestimmten Reihe zu finden war.

Auch in Versuchsgruppe 3 (dorsales und ventrales visuelles Feld) verweilten die Hummeln in den Abschnitten länger, die näher an der Entscheidungslinie lagen, wobei auch hier wie in Versuchsgruppe 1 und 2 die Flugzeit mit abnehmender Distanz zur Entscheidungslinie länger wurde. Dieser Trend beginnt wieder etwa auf halber Flugstrecke zwischen Röhre und Entscheidungslinie. In Abb. 17 ist die Flugzeit in den 10 Flugabschnitten getrennt nach den

ausgewerteten Blöcken und den zwei Suchfeldhälften abgebildet, wobei die lange Flugzeit am Anfang der Box wieder durch das Verweilen der Hummel am Startplättchen zu erklären ist.



**Abb. 17: Durchschnittliche Flugzeit mit Standardfehler der Hummeln der Versuchsgruppe 3 in Sekunden** (y-Achse) auf der in 10 Abschnitte gegliederten Flugstrecke (x-Achse). a) Flugzeit getrennt nach den analysierten Blöcken 1 und 5 in den 10 Flugabschnitten b) Flugzeit getrennt nach den Targetreihen in der oberen (Reihe 1 und 3) und der unteren Suchfeldhälfte (Reihe 2 und 4) in den 10 Abschnitten. In beiden Abbildungen wird die geringere Fluggeschwindigkeit mit bereits zurückgelegten Flugabschnitten sichtbar.

Der auch hier durchgeführte t-Test mit anschließender Bonferroni-Korrektur zum Vergleich der Flugzeit in den 10 Flugabschnitten in Block 1 und Block 5 zeigte keinen Unterschied



zwischen den ersten und letzten sechs Anflügen der Hummeln. Demnach verweilten die Hummeln nicht unterschiedlich lang in den Abschnitten, wenn sie erst wenige oder bereits fast alle ihrer 30 Anflüge durchgeführt hatten. Ob sich das Target nun im oberen Suchbereich oder im unteren befand, machte bei keinem der Abschnitte einen Unterschied (Tab. 6). Für den t-Test wurden die Daten bei einer Blocktrennung der Flugzeit logarithmisiert, bei der Trennung nach den Suchfeldhälften durch Wurzelziehen transformiert.

**Tab. 6 : Ergebnis der durchgeführten t-Tests zum Vergleich der Flugzeit in den ausgewerteten Blöcken 1 und 5 bzw. der Suchfeldhälften der Versuchsgruppe 3.** Die Werte für die Trennung nach den Blöcken wurden logarithmisiert, jene für die Reihen durch Wurzelziehen umgewandelt.

Flugabschnitt	Vergleich	t	df	Signifikanz
1	Block	-0,367	8	0,723
2	Block	-1,287	8	0,234
3	Block	-0,305	8	0,768
4	Block	-0,125	8	0,903
5	Block	1,060	8	0,320
6	Block	1,456	8	0,183
7	Block	2,179	8	0,061
8	Block	0,433	8	0,676
9	Block	-0,940	8	0,375
10	Block	1,360	8	0,211
1	Suchfeldhälfte	0,267	8	0,796
2	Suchfeldhälfte	0,369	8	0,721
3	Suchfeldhälfte	2,7	8	0,027
4	Suchfeldhälfte	2,768	8	0,024
5	Suchfeldhälfte	1,566	8	0,156
6	Suchfeldhälfte	1,415	8	0,195
7	Suchfeldhälfte	2,074	8	0,072
8	Suchfeldhälfte	1,156	8	0,281
9	Suchfeldhälfte	0,516	8	0,62
10	Suchfeldhälfte	-1,795	8	0,11

## **4. Diskussion**

### **4.1. Der Zweistufenprozess bei der Blütensuche**

Die Sucheeffizienz von je neun Hummeln wurde bei der Suche nach Targets, die in ihrem dorsalen (Versuchsgruppe 1), ventralen (Versuchsgruppe 2) oder im gesamten Sichtfeld (Versuchsgruppe 3) präsentiert wurden, anhand ihrer richtigen Entscheidungen und ihrer Entscheidungszeit gemessen und verglichen.

Die drei Versuchsgruppen unterschieden sich nicht in der Anzahl richtiger Entscheidungen, obwohl die Suchbereiche unterschiedliche Teile des Sichtfeldes der Tiere umfassten

(Abb. 5a). Die Anflüge, bei denen die Tiere auf den Bereich mit dem Target und den Distraktoren zuflogen, erfolgten also einheitlich in den drei Gruppen. Im Vergleich zu früheren Arbeiten, die eine höhere Sucheeffizienz im ventralen Sehfeld zeigen konnten (Wehner 1972; Menzel & Lieke 1983; Giger & Srinivasan 1997; Lehrer 1998, 1999; Skorupski et. al 2006), scheinen bei Hummeln keine Unterschiede zwischen dorsalem und ventralem Sehfeld zu bestehen.

Bei Betrachtung der Entscheidungszeit hingegen zeigte sich ein signifikanter Unterschied zwischen den drei Gruppen (Abb. 11a). Die Hummeln wurden während der 30 Anflüge zwar nicht schneller, brauchten aber weniger Zeit, wenn das Target in den unteren Hälften der Suchbereiche zu finden war (Abb. 11b, Abb. 14). Auch die Anzahl richtiger Entscheidungen war in diesem Fall höher (Abb. 5b, Abb. 8). Eine dorsoventrale Asymmetrie in der Suchleistung zeigte sich somit erst bei der Position innerhalb des Suchbereichs, nicht aber zwischen den Gruppen. Dies wiederum scheint auf einen fixen Fokus der Aufmerksamkeit auf den ventralen Suchbereich innerhalb einer Gruppe von Objekten hinzuweisen, auch wenn diese dorsal im Sichtfeld der Hummeln lagen (Versuchsgruppe 1). Allerdings spricht der beobachtete Lerneffekt bei den richtigen Entscheidungen (Abb. 6) sowohl für die jeweiligen oberen und unteren Reihen innerhalb der drei Versuchsgruppen (Abb. 7) für eine gewisse Plastizität der Aufmerksamkeit.

Es kann somit weder von einer gänzlich flexiblen noch einer fest fixierten Aufmerksamkeit auf den ventralen Sichtbereich bei der Blütensuche ausgegangen werden. Vielmehr sind die Ergebnisse vermutlich durch eine Kombination aus fest fixierten und flexiblen visuellen Verarbeitungsmechanismen zu erklären, da das Target im ventralen Bereich zwar mit höherer Effizienz detektiert wird, aber die Targetsuche mit zunehmender Erfahrung effizienter abläuft.

Fasst man diese Ergebnisse zusammen, so ergibt sich dabei ein Zweistufenprozess für die Blütensuche und -erkennung bei Hummeln: Die erste Stufe beinhaltet die Suche bzw. den Anflug an die Gruppe von Objekten, die sowohl das Target als auch die Distraktoren umfasst. In dieser Phase unterschieden sich die drei Versuchsgruppen nur bei ihrer Entscheidungszeit. In der zweiten Stufe wurde das Target unter den sechs präsentierten Objekten gesucht, wobei dies effizienter bei einer Targetposition im unteren Bereich erfolgte. Diese zwei Phasen wurden auch bei der ermittelten Flugdauer sichtbar. In allen drei Versuchsgruppen zeigte sich, dass nach etwa 10 – 12,5 zurückgelegten Zentimetern von insgesamt 25 sich die Hummeln länger aufhielten bzw. die Flugdauer durch Reduzierung ihrer Geschwindigkeit erhöhte (Abb. 15 - 17). Bis zu diesem Zeitpunkt flogen die Tiere vermutlich auf die Objektwand zu, ohne bereits die genaue Targetposition innerhalb der Gruppe von Objekten ausgemacht zu haben, ganz gleich, wo sich das Target befand und wie viele Anflüge die Tiere bereits absolviert hatten. Erst in der zweiten Phase dieses Suchprozesses, in der die genaue Position des Targets innerhalb des Suchbereichs bestimmt wurde, konnten Unterschiede in der Flugdauer zwischen den zwei Objektreihen beobachtet werden. Beim Übergang von der ersten in die zweite Phase könnte auch die Entscheidung bei der Blütensuche fallen, ein bestimmtes Target bzw. eine Blüte anzufliegen.

Wie schon in der Einleitung erwähnt, beschrieben u. a. Treisman & Gelade (1980) das Suchverhalten nach Targets beim Menschen ebenfalls in zwei Phasen. Auch Theeuwes (1992) beschrieb bei seinen Versuchen diese zwei Phasen und stellte fest, dass die erste Phase Veränderungen wahrnimmt und erst in der zweiten Phase die Aufmerksamkeit auf den Ort, an dem in Suchexperimenten die Unterschiede festgestellt werden konnten, gelenkt wird.

Solche Ergebnisse aus der Humanpsychologie könnten auch, wie eingangs erwähnt, helfen, das Suchverhalten von Bienen besser verstehen zu lernen (Chittka et al. 1999, Spaethe et al. 2006, Chittka & Spaethe 2007). Hummeln scheinen jedenfalls, ähnlich dem Menschen, zuerst die Position der Objekte (oder Blüten) innerhalb des Sehfeldes wahrzunehmen und erst in einer zweiten Stufe bei näherem Anfliegen die einzelnen Blüten zu identifizieren und zu unterscheiden.

#### **4.2. Der Fokus der Aufmerksamkeit in der Natur**

Nach Skorupski et al. (2006) können für die besseren Suchleistungen im ventralen Sichtfeld der Bienen sowohl die neuronale Verarbeitung für an der Peripherie empfangene Signale sowie die Fokussierung der Aufmerksamkeit verantwortlich sein. Diese unsymmetrische

Suchleistung erstreckt sich auch auf die Erkennung von Mustern, wie sie Sammlerinnen bei der Blütensuche anwenden müssen, wobei der ventrale Augenbereich hier normalerweise für horizontale Landmarken verwendet wird (Wehner 1972) bzw. auch beim Anflug einer Blüte eine wesentliche Rolle spielt. Allerdings muss dieser aufgrund der Formenvielfalt der Blüten nicht unbedingt von oben erfolgen und die Blüte somit nicht nur im ventralen Augenbereich sichtbar werden (Giurfa et al. 1999). Bei einem Flug über eine horizontale Fläche wie eine Blumenwiese hingegen wird vor allem der ventrale Bereich der Augen für die Blütendetektion und – identifizierung verwendet und Signale, die hier empfangen werden, wahrscheinlich stärker gewichtet werden (Lehrer 1998). Periphere Spezialisierungen der Augen sind aber wahrscheinlich nicht die Ursache für die beobachtete Asymmetrie in der Objekterkennung, da das Komplexauge der Biene keine offensichtlichen dorsoventralen morphologischen Unterschiede mit Ausnahme der „dorsal rim area“ aufweist (Lehrer 1998, 1999). Liegen neuronale Mechanismen dieser Asymmetrie zugrunde, so stellen sie eine Anpassung an das Suchverhalten der Bestäuber und deren auf den ventralen Bereich gerichteten Aufmerksamkeit dar (Lehrer 1999). Diese Anpassung wurde hier in den Versuchen allerdings nur teilweise beobachtet, da zwar Targets in den ventralen Teilen der Suchbereiche jeweils schneller und besser gefunden wurden, aber insgesamt zwischen dem dorsalen (Versuchsgruppe 1) und ventralen (Versuchsgruppe 2) Suchbereich kein signifikanter Unterschied sichtbar wurde.

#### **4.3. Die Kopfstellung und die Flugmuster während des Anflugs**

Ein weiterer Aspekt, der die Wahrnehmung in den verschiedenen Teilen des visuellen Feldes der Bestäuber beeinflussen könnte, ist die Kopfstellung der Bienen während des Anflugs, auch wenn diese nach Lehrer (1999) vernachlässigt werden kann. Im Flug beträgt der Neigungswinkel der Dorsoventralachse des Kopfes der Biene zur Horizontalen etwa 70° (Wehner & Flatt 1977). Die Neigung der Körperachse zur Waagrechten hingegen wird mit zunehmender Geschwindigkeit kleiner (Nachtigall et al. 1971). Wenn demnach eine Biene ein Target auf gleicher horizontaler Höhe fixiert und dabei eine niedrigere Geschwindigkeit und somit auch eine gewisse Körperneigung aufweist, wird das Target mit dem ventralen Teil des frontalen Sichtfeldes betrachtet (van Praagh et al. 1980). Diese Phase der Fixierung, die sich auch auf das Flugverhalten der Bienen überträgt, findet im Nahbereich des Targets statt (Wehner & Flatt 1977) und dürfte somit der zweiten Phase in dem oben beschriebenen Zweistufenprozess entsprechen.

Bei den in dieser Arbeit durchgeführten Versuchen lässt sich durch die Analyse der Fehlerverteilung beim Anflug ein gewisses Muster erkennen. Die Mehrzahl der Fehler passierte durch Überschreitung der Entscheidungslinie im unteren Bereich des Suchfeldes, auch wenn das Target in der oberen Suchfeldhälfte platziert war (Abb. 9, 10). Die Hummeln schienen nicht nur ihre Aufmerksamkeit teilweise auf die unteren Hälften zu lenken, sondern sich auch selbst dort vor der Entscheidungslinie aufzuhalten, bis sie sich für ein Objekt entschieden hatten. Ganz gleich, in welcher Weise sich Bienen in der Natur der Blüte nähern, erfolgt die Landung stets von oben oder von vorne. Dabei bedienen sie sich zwar der ventralen oder frontalen Augenregion, doch würde dies dem Flugverhalten in diesem Versuch widersprechen. Bei vertikalen Blütenständen, Büschen oder Bäumen jedoch, wären Bienen sehr wohl in der Lage, zuerst die unteren Blüten zu besuchen oder sich diesen von ventral zu nähern (Lehrer 1998, 1999). Diese „Aufwärtsbewegung“ bei der Blütensuche wurde vor allem bei vertikalen Infloreszenzen beobachtet, bei denen Hummeln nach Nektar suchten. Die Tiere begannen hierbei meist bei den untersten Blüten und arbeiteten sich zu den nächst gelegenen höheren und jüngeren hoch. Ein möglicher Grund für diese „Aufwärtsbewegung“ könnte das Nektarvorkommen, das mit steigender Höhe der Blüten abnimmt, oder ein Vermeiden einer Landung an bereits besuchten Blüten sein. Verließen die Hummeln die Blütenstände an den obersten Blüten, so nahmen sie den Pollen derselben mit und transportierten ihn zu jenen Blüten mit rezeptiven Stigmen, die wieder an der Basis der nächsten Pflanze zu finden waren und bei denen die Hummeln wieder zu sammeln begannen. Mit dieser Sammelmethode dürften Hummeln den idealen Energiegewinn bei der Blütensuche erzielen, eine maximale Anzahl an Blüten besuchen und aus der Perspektive der Pflanze garantieren, dass der Pollen nicht zur Bestäubung der Blüten des gleichen Individuums verwendet wird. Viele dieser vertikalen Infloreszenzen sind proterandrisch und besitzen an der Basis die weiblichen Blüten und die männlichen, jüngeren, an der Spitze, die noch teilweise geschlossen sein können. Dies könnte vielleicht auch ein Grund sein, dass Hummeln an einem Blütenstand zuerst die unteren Blüten besuchen. Wenn sie auf noch ungeöffneten Blüten landen würden, bräuchten sie Zeit, die sie effektiver beim Besuch offener Blüten einsetzen könnten (Epling & Lewis 1952, Pyke 1978, Heinrich 1979, Waddington & Heinrich 1979, Ishii et al. 2008).

Auch wenn bei den hier durchgeführten Experimenten keine Infloreszenzen zum Einsatz kamen, so wird durch die Orte der falschen Entscheidungen doch auch dieses Muster der „Aufwärtsbewegung“ der Hummeln bei der Blütensuche sichtbar, obwohl hier oben genannte Gründe keine Rolle gespielt haben können und dieses Suchverhalten möglicherweise keine

Anpassung an herrschende Umweltbedingungen darstellen muss. Für genauere Fluganalysen wäre es hier jedoch notwendig, die Anflüge der Hummeln auch von der Seite zu filmen.

#### **4.4. Asymmetrien beim Suchverhalten des Menschen**

In den letzten Jahrzehnten nutzten viele Arbeiten zur visuellen Aufmerksamkeit des Menschen vergleichbare Suchaufgaben, wie in diesen hier mit Hummeln durchgeführten Versuchen, in denen Testpersonen nach einem Target neben einer Anzahl an Distraktoren suchen mussten (Wolfe 2001). So zeigte sich beispielsweise, dass fokussierte Aufmerksamkeit bei Suchaufgaben nötig ist, bei denen Objekte seriell gesucht werden. In diesem Fall besaßen die Targets keinen „Pop-out-Effekt“ und wurden nacheinander durch Fokussierung der Aufmerksamkeit abgesucht, wobei die Reaktionszeit mit steigender Zahl an Distraktoren zunahm (Treisman & Gelade 1980, Treisman & Souther 1985). Solche Arbeiten brachten auch Suchasymmetrien hervor, das heißt ein Target konnte von Distraktoren schneller unterschieden werden als wenn die Rollen der beiden Objekte vertauscht wurden (Treisman & Souther 1985). Solche Asymmetrien können Objekteigenschaften wie Bewegung, Farbe oder Orientierung betreffen (Wolfe 2001). He et al. (1996) beobachteten unterschiedliche Suchleistungen im dorsalen und ventralen Sichtfeld des Menschen. Dabei zeigte sich, dass Aufgaben besser gelöst wurden, wenn die Objekte, die sich in nicht nur einem Merkmal unterschieden oder in einer Gruppe von ähnlichen Objekten präsentiert wurden, im ventralen Bereich befanden. Auch beim Verfolgen von bewegten Objekten in der ventralen Sichtfeldhälfte waren die Testpersonen erfolgreicher. Bei der Suche nach unterschiedlich orientierten Objekten wurde eine Asymmetrie beobachtet, bei der ein dreidimensionales Objekt, das von unten betrachtet wurde unter von oben betrachteten Objekten schneller gefunden wurde als umgekehrt. Ein möglicher Grund hierfür könnte in der Betrachtungsweise vieler Objekte, die im Leben von oberhalb registriert werden, zu finden sein. Diese Betrachtungsweise könnte auch die Ursache für eine stärker gemessene Asymmetrie in dieser Aufgabe im ventralen Sichtbereich des Menschen darstellen (von Grünau & Dubé 1994). Dem widersprechen allerdings die Arbeiten von Previc & Naeyele (2001), in der Targets im dorsalen bzw. rechten dorsalen Sichtfeld (Previc 1996) schneller gefunden wurden. Die Aufmerksamkeit dürfte hier eine wesentliche Rolle bei solchen Aufgaben spielen (Previc 1996).

Diese ausgewählten Arbeiten aus der Humanpsychologie zeigen, dass auch beim Menschen Signale aus verschiedenen Bereichen des visuellen Feldes unterschiedlich gewichtet werden und dass dieser Fokus nicht fest auf den ventralen Teil davon fixiert sein muss. Auch in den hier durchgeführten Versuchen mit Hummeln konnte eine dorsoventrale Asymmetrie bei der Suchleistung beobachtet werden, die aber nicht nur auf einem fest verdrahteten visuellen Verarbeitungsmechanismus beruht, sondern auch flexible Komponenten beinhaltet. Auch der bereits beschriebene zweistufige Suchprozess, der bei den Hummeln in dieser Arbeit sichtbar wurde, konnte bei der Targetsuche beim Menschen gezeigt werden (Treisman & Gelade 1980, Theeuwes 1992). Daher kann hier die Schlussfolgerung gezogen werden, dass komplexe Prozesse beim Suchverhalten des Menschen auch auf Hummeln bzw. Bestäuber adaptiert werden können, da deren Suche nach Blüten einen wesentlichen Bestandteil bei der Bestäubung, einem in der Natur täglich viele Male stattfindendem Vorgang, darstellt. Außerdem konnte hier gezeigt werden, dass die Fokussierung der Aufmerksamkeit sowohl bei der Blütensuche durch Bestäuber als auch bei der Targetsuche beim Menschen eine wesentliche Rolle spielt, und bei der Untersuchung der bei der Suche ablaufenden Prozesse neben beispielsweise Eigenschaften von Suchobjekten immer in Betracht gezogen werden sollte.

## Literaturverzeichnis

- Bichot NP, Schall JD (2002) Priming in macaque frontal cortex during popout visual search: feature-based facilitation and location-based inhibition of return. *The Journal of Neuroscience* 22: 4675-4685
- Briscoe A, Chittka L (2001) The evolution of color vision in insects. *Annual Review of Entomology* 46: 471-510
- Campbell NA, Reece JB (2006) Biologie. 6.Auflage, Pearson-Verlag, München
- Chittka L (1992) The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *Journal of Comparative Physiology A* 170: 533-543
- Chittka L (1998) Sensorimotor learning in bumblebees: long-term retention and reversal training. *The Journal of Experimental Biology* 201: 515-524
- Chittka L, Dyer AG, Bock F, Dornhaus A (2003) Bees trade off foraging speed for accuracy. *Nature* 424: 388
- Chittka L, Kevan PG (2005) Flower colour as advertisement. In: Dafni A, Kevan PG, Husband BC (Eds.) *Practical Pollination Biology*. Enviroquest Ltd., Cambridge, ON, Canada, pp.157-196
- Chittka L, Raine NE (2006) Recognition of flowers by pollinators. *Current Opinion in Plant Biology* 9: 428-435
- Chittka L, Spaethe J (2007) Visual search and the importance of time in complex decision making by bees. *Arthropod-Plant Interactions* 1: 37-44
- Chittka L, Thomson JD, Waser NM (1999) Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften* 86: 361-377
- Dafni A, Lehrer M, Kevan PG (1997) Spatial flower parameters and insect spatial vision. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 72: 239-282
- Dukas R (2004) Causes and consequences of limited attention. *Brain, Behaviour and Evolution* 63: 197-210
- Dukas R, Kamil AC (2001) Limited attention: the constraint underlying search image. *Behavioral Ecology* 12: 192-199



- Dyer AG, Spaethe J, Prack S (2008) Comparative psychophysics of bumblebee and honeybee colour discrimination and object detection. *Journal of Comparative Physiology A* 194: 617-627
- Epling C, Lewis H (1952) Increase of the adaptive range of the genus *Delphinium*. *Evolution* 6: 253-267
- Giger AD, Srinivasan MV (1997) Honeybee vision: analysis of orientation and colour in the lateral, dorsal and ventral fields of view. *The Journal of Experimental Biology* 200: 1271-1280
- Giurfa M, Hammer M, Stach S, Stollhoff N, Müller-Deisig N, Mizyrycki C (1999) Pattern learning by honeybees: conditioning procedure and recognition strategy. *Animal Behaviour* 57: 315-324
- Giurfa M, Lehrer M (2001) Honeybee vision and floral displays: from detection to close-up recognition. In: Chittka L, Thomson JD (Eds.) *Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behavior and Floral Evolution*. Cambridge University Press, United Kingdom, pp.61-82
- Giurfa M, Núñez J, Chittka L, Menzel R (1995) Colour preferences of flower-naive honeybees. *Journal of Comparative Physiology A* 177: 247-259
- Giurfa M, Vorobyev M, Kevan P, Menzel R (1996) Detection of coloured stimuli by honeybees: minimum visual angles and receptor specific contrasts. *Journal of Comparative Physiology A* 178:699-709
- Goulson D (1999) Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2: 185-209
- Goulson D (2000) Are insects flower constant because they use search images to find flowers? *Oikos* 88: 547-552
- Gumbert A (2000) Color choices by bumble bees (*Bombus terrestris*): innate preferences and generalization after learning. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 36-43
- He S, Cavanagh P, Intriligator J (1996) Attentional resolution and the locus of visual awareness. *Nature* 383: 334-337
- Heinrich B (1979) Resource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumblebees. *Oecologia* 40: 235-245

- Ings TC, Schikora J, Chittka L (2005) Bumblebees, humble pollinators or assiduous invaders? A population comparison of foraging performance in *Bombus terrestris*. *Oecologia* 144: 508-516
- Ishii HS, Hirabayashi Y, Kudo G (2008) Combined effects of inflorescence architecture, display size, plant density and empty flowers on bumble bee behaviour: experimental study with artificial inflorescences. *Oecologia* 156: 341-350
- Jander U, Jander R (2002) Allometry and resolution of bee eyes (Apoidea). *Arthropod Structure & Development* 30: 179-193
- Keasar T, Motro U, Shur Y, Shmida A (1996) Overnight memory retention of foraging skills by bumblebees is imperfect. *Animal Behaviour* 52: 95-104
- Lehrer M (1991) Bees which turn back and look. *Naturwissenschaften* 78: 274-276
- Lehrer M (1993) Why do bees turn back and look? *Journal of Comparative Physiology A* 172: 549-563
- Lehrer M (1998) Looking all around: Honeybees use different cues in different eye regions. *The Journal of Experimental Biology* 201: 3275-3292
- Lehrer M (1999) Dorsoventral asymmetry of colour discrimination in bees. *Journal of Comparative Physiology A* 184: 195-206
- Lehrer M, Bischof S (1995) Detection of model flowers by honeybees: the role of chromatic and achromatic contrast. *Naturwissenschaften* 82: 145-147
- Menzel R (2001) Behavioral and neural mechanisms of learning and memory as determinants of flower constancy. In: Chittka L, Thomson JD (Eds.) *Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behavior and Floral Evolution*. Cambridge University Press, United Kingdom, pp.21-40
- Menzel R, Lieke E (1983) Antagonistic color effects in spatial vision of honeybees. *Journal of Comparative Physiology A* 151: 441-448
- Nachtigall W, Widmann R, Renner M (1971) Über den „ortsfesten“ freien Flug von Bienen in einem Saugkanal. *Apidologie* 2: 271-282
- Ne'eman G, Kevan PG (2001) The effect of shape parameters on maximal detection distance of model targets by honeybee workers. *Journal of Comparative Physiology A* 187: 653-660

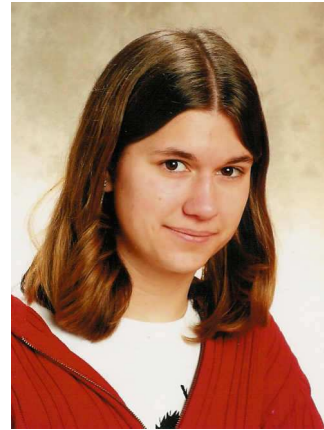
- Peitsch D, Fietz A, Hertel H, de Souza J, Ventura DF, Menzel R (1992) The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *Journal of Comparative Physiology A* 170: 23-40
- Previc FH (1996) Attentional and oculomotor influences on visual field anisotropies in visual search performance. *Visual Cognition* 3: 277-301
- Previc FH, Naegele PD (2001) Target-tilt and vertical-hemifield asymmetries in free-scan search for 3-D targets. *Perception & Psychophysics* 63: 445-457
- Pyke GH (1978) Optimal foraging in bumblebees and coevolution with their plants. *Oecologia* 36: 281-293
- Raine NE, Chittka L (2005) Comparison of flower constancy and foraging performance in three bumblebee species (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*). *Entomologia Generalis* 28: 081-089
- Simonds V, Plowright CMS (2004) How do bumblebees first find flowers? Unlearned approach responses and habituation. *Animal Behaviour* 67: 379-386
- Skorupski P, Spaethe J, Chittka L (2006) Visual search and decision making in bees: time, speed, and accuracy. *International Journal of Comparative Psychology* 19: 342-357
- Spaethe J, Chittka L (2003) Interindividual variation of eye optics and single object resolution in bumblebees. *The Journal of Experimental Biology* 206: 3447-3453
- Spaethe J, Tautz J, Chittka L (2001) Visual constraints in foraging bumblebees: Flower size and color affect search time and flight behaviour. *PNAS* 98: 3898-3903
- Spaethe J, Tautz J, Chittka L (2006) Do honeybees detect colour targets using serial or parallel visual search? *The Journal of Experimental Biology* 209: 987-993
- Spaethe J, Weidenmüller A (2002) Size variation and foraging rate in bumblebees (*Bombus terrestris*). *Insectes Sociaux* 49: 142-146
- Theeuwes J (1992) Perceptual selectivity for color and form. *Perception and Psychophysics* 51: 599-606
- Treisman AM, Gelade G (1980) A Feature-Integration Theory of Attention. *Cognitive Psychology* 12: 97-136
- Treisman AM, Souther J (1985) Search asymmetry: a diagnostic for preattentive processing of separable features. *Journal of Experimental Psychology: General* 114: 285-310

- van Praagh JP, Ribi W, Wehrhahn C, Wittmann D (1980) Drone bees fixate the queen with the dorsal frontal part of their compound eyes. *Journal of Comparative Physiology* 136: 263-266
- van Swinderen B, Greenspan RJ (2003) Saliency modulates 20-30 Hz brain activity in *Drosophila*. *Nature Neuroscience* 6: 579-586
- von Grünau M, Dubé Stéphane (1994) Visual search asymmetry for viewing direction. *Perception & Psychophysics* 56: 211-220
- von Hagen E, Aichhorn A (2003) Hummeln: bestimmen, ansiedeln, vermehren, schützen. 5.Auflage, Fauna-Verlag, Nottuln.
- Waddington KD, Heinrich B (1979) The foraging movements of bumblebees on vertical “inflorescences”: an experimental analysis. *Journal of Comparative Physiology A* 134: 113-117
- Wehner R (1972) Dorsoventral asymmetry in the visual field of the bee, *Apis mellifica*. *Journal of Comparative Physiology A* 77: 256-277
- Wehner R, Flatt I (1977) Visual fixation in freely flying bees. *Zeitschrift für Naturforschung* 32c: 469-471
- Wolfe JM (2001) Asymmetries in visual search: An introduction. *Perception & Psychophysics* 63: 381-389
- Zeil J, Kelber A, Voss R (1996) Structure and function of learning flights in bees and wasps. *The Journal of Experimental Biology* 199: 245-252

## LEBENS LAUF

### **Persönliche Daten:**

Kathrin Hischenhuber,  
geboren am 7. November 1988  
in Wien,  
österreichische Staatsbürgerin



### **Bildungsgang:**

1994 – 1998 Volksschule Kolonitzgasse in Wien 3

1998 – 2006 Bundesrealgymnasium Radetzkystraße in Wien 3  
Matura vom 22. Juni 2006

WS 2006 – SS 2008 Diplomstudium Biologie an der  
Universität Wien

SS 2008 – SS 2011 Diplomstudium Zoologie (Stzw.) an der  
Universität Wien

### **Berufserfahrung:**

Sept. 2007 und Sept. 2008 Ferialpraxis als Servicemitarbeiter  
bei „United Cinemas International  
Multiplex Gesellschaft mbH“ -  
Standort Millennium City

Seit Mai 2008 Besucherbetreuerin beim Verein  
„UmweltBildungWien“ mit Sitz im  
NationalparkCampLobau

Nov. 2010 – Dez. 2010 Kinderbetreuerin in der  
„Sternenwerkstatt“ am  
Kunsthandwerksmarkt von  
„Divina Art“ am Karlsplatz

### **Sonstiges:**

Fremdsprachen: Englisch, Französisch

Teilnahme an einem Einführungskurs in die Imkerei im Herbst  
2010

Führerschein der Gruppe B